

учебник для XX века

Б.М.Миркин, А.Г.Наумова, А.И.Соломеш

СОВРЕМЕННАЯ НАУКА О РАСТИТЕЛЬНОСТИ



На смену изучению живой природы методами отдельных наук сегодня все решительнее приходят комплексные исследования. Современная наука о растительности, которой посвящена эта книга, как раз и относится к числу междисциплинарных областей, возникших на стыке популяционной биологии, экологии, фитопатологии, ботанической географии и других исследовательских направлений. Именно ее быстрое развитие дало импульс успехам не только в изучении растительности как таковой, но и в решении проблем экологии, агрономии, защиты растений. Значительный вклад в этот новый и перспективный междисциплинарный комплекс, исследующий отношения растений и окружающей среды в пространстве и во времени, вносит Башкирская геоботаническая школа, видными представителями которой создан настоящий учебник.

Учебник предназначен для студентов высших учебных заведений, обучающихся по направлениям и специальностям "Биология", "Ботаника", "Экология", "Агрономия". Он представляет интерес для широких кругов ученых и специалистов в области биологии, растениеводства, сельского и лесного хозяйства, охраны окружающей среды.

ISBN 5-94010-040-6



9 785940 100409

**ФЕДЕРАЛЬНАЯ ЦЕЛЕВАЯ ПРОГРАММА
«ГОСУДАРСТВЕННАЯ ПОДДЕРЖКА ИНТЕГРАЦИИ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
И ФУНДАМЕНТАЛЬНОЙ НАУКИ НА 1997–2000 годы»**

Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова, А. И. Соломещ

СОВРЕМЕННАЯ НАУКА О РАСТИТЕЛЬНОСТИ

*Рекомендовано Министерством образования Российской Федерации
в качестве учебника для студентов высших учебных заведений,
обучающихся по специальностям «Биология», «Ботаника», «Экология»*

Москва • «Логос» • 2001

УДК 58
ББК 28.5
М63

Рецензенты:

Л.Б. Заугольнова, В.Г. Онитченко

Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломеш А.И.

М63 Современная наука о растительности: Учебник. – М.: Логос, 2001. – 264 с.: ил.

ISBN 5-94010-040-6

Освещается содержание нового междисциплинарного научного комплекса – науки о растительности, исследующей отношения растений и условий среды в пространстве и во времени на уровнях индивидуума и популяций до крупных фитоценозов. Особое внимание уделено системам жизненных форм и типам стратегий растений. Приведены отличия популяций растений и животных. Дана современная прагматическая трактовка фитоценоза как условно однородной части континуума и признаки растительного сообщества. Включает практикум по классификации растительности.

Учебник предназначен для студентов вузов, обучающихся по специальностям «Биология», «Ботаника», «Экология». Рекомендуется в качестве учебного пособия для студентов, обучающихся по специальностям и направлениям «Агрономия» и «Защита растений». Представляет интерес для научных работников и специалистов в области биологии, экологии и сельского хозяйства.

ББК 28.5

Издание осуществлено при финансовой поддержке Федеральной целевой программы «Государственная поддержка интеграции высшего образования и фундаментальной науки на 1997–2000 гг.»

ISBN 5-94010-040-6

© Центр «Интеграция», 2001

ПРЕДИСЛОВИЕ

До середины 90-х годов российские ученые, следуя традиции, называли экологическую ботанику фитоценологией (наукой о растительных сообществах) и рассматривали ее как синоним геоботаники (Шенников, 1964; Миркин, Розенберг, 1978; Миркин, 1985; Миркин и др., 1989; Наумова, 1995; Работнов, 1992, 1996, 1998). Специалисты полагают, что сегодня объем знаний об экологической ботанике настолько возрос, что выходит за рамки науки о растительных сообществах.

Наука о растительности (НОР) – это междисциплинарный комплекс (МДК), включающий несколько наук, исследующих отношения растений и условий среды в пространстве и во времени на уровнях от индивидуума и популяции до крупных фитоценозов. В целом по объему он соответствует геоботанике в широком понимании Г.Вальтера (1982) и науке о растительном покрове в понимании Б.А.Юрцева.

Словосочетание «наука о растительности» точно соответствует английскому «Vegetation Science». Этот МДК координируется Международной ассоциацией науки о растительности (International Association for Vegetation Science) и укладывается в тематику публикаций ее центрального печатного органа «Journal of Vegetation Science».

Авторы полагают, что освоение НОР позволяет студентам, с одной стороны, сформировать целостное представление о закономерностях отношений растений и условий среды на уровнях от организма до крупных фитоценозов, а с другой – изучить экологию как науку об экосистемах. Поскольку условия среды и гетеротрофные компоненты не входят в состав растительных сообществ и растительности в целом, но определяют их, рассматривать растительность в отрыве от этих компонентов экосистем невозможно. По существу, НОР – это вариант экологии с акцентом на роль и особенности состава, структуры и функции автотрофного компонента экосистемы. Гетеротрофная биота и условия среды, не являясь признаками растительности, постоянно стоят за ними.

Литература о НОР столь обширна, что авторы были вынуждены ограничить библиографический список монографиями. Тем не менее приводимый список достаточен для того, чтобы студент, проявивший интерес к НОР, или аспирант, начинаю-

щий работу над диссертацией по аналогичной тематике, смог получить «ариаднину нить» для вхождения в библиографическое пространство НОР.

Специальный курс «Наука о растительности» читается на четвертом курсе биологических факультетов университетов и педагогических институтов. Это определяет стиль и содержание излагаемого в данной книге материала.

Охватить весь объем НОР в одной книге крайне сложно, и потому авторы отказались от рассмотрения экологической физиологии растений (хотя некоторые ее аспекты были использованы при интерпретации типов стратегий) и географии растительности.

Книга написана совместно Б.М. Миркиным и Л.Г. Наумовой, за исключением §10.4, автором которого является А.И. Соломещ, а также разд. 10.2.3 и части 1 приложения, написанных тремя авторами совместно.

Авторы благодарны за консультации Л.И.Малышеву (вопросы ботанической географии), Ю.А.Злобину (популяционная биология растений). Особую признательность авторы выражают рецензентам Л.Б.Заугольной и В.Г.Онипченко за доброжелательный конструктивный анализ рукописи.

Введение

МЕЖДИСЦИПЛИНАРНЫЙ КОМПЛЕКС НАУКИ О РАСТИТЕЛЬНОСТИ И ЕГО СТРУКТУРА

Структура современной науки находится под влиянием двух противоположных тенденций: центробежной – дифференциации наук и центростремительной – их интеграции. Вторая тенденция уравнивает первую и ведет к появлению, с одной стороны, наук-гибридов (биофизика, биохимия) или наук общетеоретического характера (общая биология, синергетика), а с другой – «наук второго уровня» – МДК, объединяющих несколько дисциплин, с разных сторон и на различных уровнях исследующих один и тот же объект. Именно в рамках МДК удастся наиболее эффективно организовать «научные команды» для решения проблем, требующих участия специалистов разного профиля, и интегрировать результаты научных исследований.

В настоящем курсе излагаются основы МДК «Наука о растительности» (НОР, Vegetation Science, VS).

Наука о растительности (НОР) исследует закономерности отношения растений к условиям среды в пространстве и во времени на уровнях от индивидуума и популяции до растительности крупных фитоценозов.

Ботанические науки, исследующие растения на уровне организма, не входят в НОР. В той или иной мере они связаны с изучением отношений растений и условий среды, однако в этом случае влияние среды опосредствовано через закономерности биохимии, генетики, анатомии, гистологии, морфологии и т.д. (из них для НОР, безусловно, наиболее важна систематика растений). На уровнях ниже организма «эндоэкологические» закономерности, отражающие реакции клеток, тканей и органов растений на изменения условий среды, исследуют науки других МДК.

В табл. 1 показана структура современной НОР на основе традиционной для современной биологии системы уровней организации живой материи. Междисциплинарный комплекс НОР включает как науки, которые были достаточно развиты уже в начале прошлого столетия (физиогномика – учение о жизненных формах), так и те, что сформировались в начале нашего столетия (фитоценология), и, наконец, те, которые получили развитие только в последние десятилетия уходящего века (симфитосоциология, популяционная биология, учение о стратегиях).

При написании учебника авторы несколько отошли от последовательности разделов НОР, приведенной в табл. 1. Вначале рассматриваются закономерности видового уровня организации как первооснова любых обобщений в области НОР. Далее мы «спускаемся вниз» к популяционному анализу и «поднимаемся вверх» – к фитоценологии и исследованию фитоценологии растительности уровня, более высокого, чем фитоценоз.

Таблица 1

Структура современной НОР

Уровень организации объекта исследований	Наука	Предметы изучения
Организменный	Экологическая физиология растений	Физиологические механизмы приспособления растений к экологическим условиям
Популяционный	Популяционная биология растений	Популяции растений: их размер, генетическое и фенетическое разнообразие, пространственная структура и механизмы регулирования плотности
Видовой	Экология растений	Экологическая морфология (жизненные формы), экологическая биология (отношение с фитофагами, способы питания, опыления, распространения плодов), закономерности распределения видов по различным местообитаниям, типы поведения (стратегий) видов
	Ботаническая география	Географические ареалы видов
Фитоценологический	Фитоценология	Растительные сообщества: видовой состав, структура (синморфология), фенология, продуктивность, экология (синэкология), формы циклической и векторизованной динамики. Классификация и география растительных сообществ (синтаксономия)
Инфраценологический	Флористика	Флора
	Фитоценология	Топографические континуумы. Типология комплексов растительности (симфитосоциология), составление карт растительности, геоботаническое районирование

Часть I

ПОПУЛЯЦИОННО-ВИДОВОЙ УРОВЕНЬ

Несмотря на то, что в иерархии структурных уровней организации растительности уровень вида расположен выше уровня популяции, сначала рассмотрим закономерности видового уровня. В конечном итоге, популяция – это самый drobный экологический вариант вида, и, не зная свойств целого, сложно говорить о свойствах его частей.

Для исследований на видовом уровне используются методы физиологии, морфологии, анатомии, географии растений, фитоценологии, а также систематики растений и наук, исследующих непосредственно факторы среды, влияющие на растения (в первую очередь – почвоведения и геоморфологии). На этой основе каждому виду растений дается характеристика, позволяющая объяснить его приспособление к определенным типам местообитаний, к определенному спектру фитоценозов и занимаемый им географический ареал.

Все признаки видов, отображающие их отношения с условиями среды, можно разделить на три группы, переходящие одна в другую.

Биологические признаки. Характеризуют способ питания (симбиотрофия, полупаразитизм, паразитизм), отношения с фитофагами (соотношение поедаемости и отрастания), репродуктивный процесс (тип опыления и распространения плодов и семян).

Экологические признаки. Характеризуют распределение видов в пространствах местообитаний и растительных сообществ, а также их географический ареал и физиогномику, т.е. жизненную форму как комплекс морфолого-физиологических признаков, посредством которых вид адаптирован к определенным наборам абиотических и биотических факторов среды.

Стратегические признаки. К ним относятся особенности биологии и экологии видов, позволяющие им преодолевать сопротивление среды: захватывать и удерживать ресурсы за счет конкуренции с другими организмами, переживать различные варианты стресса и нарушения.

Экология и биология каждого вида индивидуальна: нет двух видов, которые были бы одинаково распределены на градиентах

экологических факторов, имеди идентичную жизненную форму и полностью совпадающие географические ареалы. Нет двух видов с абсолютно одинаковой стратегией жизни. Этот феномен, открытый в начале текущего столетия, связан с именами российского ученого А.Г.Раменского и американского ботаника Г.Глизона.

Из соображений удобства виды со сходной экологией (жизненной формой, ареалом, стратегией) объединяют в типы. Такая редукция, безусловно, упрощает реальную картину, но ее результаты удобны для практического использования. Полезность ее можно проиллюстрировать бытовым примером: несмотря на индивидуальность формы тела человека для массового пошива разработана система размеров одежды и обуви.

В дальнейшем каждый признак экологии видов мы будем характеризовать именно такими упрощенными системами типов. Однако следует помнить об их условности и неизбежности переходов между ними.

Глава 1

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ РАСТЕНИЙ

Раздел НОР, который исследует морфологические особенности растений, в той или иной мере отражающие условия среды, назван физиогномикой. Р.Уиттекер (1980) обсуждает два основных подхода в физиогномике – выделение жизненных форм и форм роста.

Жизненные формы (ЖФ) – это комплекс морфологических (а также физиологических и анатомических) признаков, отражающих приспособленность вида к условиям среды, а *формы роста (ФР)* – комплекс морфологических признаков, в известной мере независимых от этих условий.

Эти понятия считал синонимами и один из крупнейших фитоценологов XX столетия Ж.Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964), тем не менее в современной НОР понятия ЖФ и ФР значительно отличаются по содержанию, что во многом связано с работами Я. Баркмана (Barkman, 1979, 1988). Баркман полагал, что ЖФ отражает адаптацию организма к определенному типу местообитаний, а ФР имеет чисто морфологическое содержание (размер растений, особенности их ветвления, степень одревеснения стебля и т.д.). Поскольку взгляды Баркмана не нашли последователей, система ФР имеет уже только историческое значение.

К этим двум категориям физиогномики в последние годы добавилась третья – *функциональные типы растений (ФТР)*. По

существу это то же, что и ЖФ, но с особым акцентом на признаки, относящиеся к физиологии (метаболизму) растений: продуктивность, индекс листовой поверхности, скорость роста, сезонную ритмику, адаптацию к стрессам и нарушениям и т.д.

Принципиальной разницы между ФР, ЖФ и ФТР нет, так как, даже если признать определенную независимость формы от функции, то все равно любая ФР не может абстрагироваться от экологических условий, а ФТР базируется на тех параметрах функции, которые отражаются во внешнем облике растений.

Система ЖФ первична: зародившись во времена Теофраста, она разрасталась и усложнялась. Системы ФР и ФТР – ее прагматические дериваты. В системе ФР предпринята попытка освободить морфологию от экологии, а в системе ФТР – экологию от формальной морфологии, т.е. отобрать лишь те признаки растений, которые отражают условия среды.

1.1. Система жизненных форм К.Раункиера и ее развитие

Истоки физиогномики лежат в работах Теофраста, А. Гумбольта (Humboldt, 1806), А. Гризебаха (Grisebach, 1872), О. Друде (Drude, 1896, 1913), Е. Варминга (Warming, 1896), Ф. Клемента (Clements, 1920). Тем не менее «отцом» современной системы ЖФ считается датский ботаник К.Раункиер (Raunkiaer, 1905).

Система К. Раункиера сыграла не меньшую роль в развитии физиогномики, чем работы К. Линнея в области систематики растений. Датский исследователь с гениальной простотой свел все разнообразие ЖФ к небольшому числу их макротипов, выделенных всего по одному критерию – положению и способу защиты почек возобновления в течение неблагоприятного периода (холодного или сухого).

Т.К.Горышина, анализируя эту систему, пишет: «Этот признак, на первый взгляд как будто частный, имеет глубокий биологический смысл (именно защита меристем, предназначенных для продолжения роста, обеспечивает непрерывное существование особи в условиях резко переменной среды) и широкое экологическое содержание, так как речь идет о приспособлении не к одному какому-либо фактору, а ко всему комплексу факторов среды. Вот почему выбранный Раункиером признак оказался коррелятивно связанным с целым рядом других, в том числе и чисто физиологических» (1979, с. 280).

Жизненные формы Раункиера хрестоматийны (рис. 1) и вошли не только в экологическую и фитоценологическую литера-

туру, но и практически во все энциклопедические справочники и словари по биологии. Различаются пять основных типов ЖФ: **фанерофиты** (зимующие почки расположены высоко над землей);

хамефиты (почки расположены не выше 20–30 см от земли); **гемикриптофиты** (почки у поверхности почвы);

криптофиты (почки в земле – **геофиты**, водные растения – **гидрофиты**);

терофиты (зимуют в стадии семян).

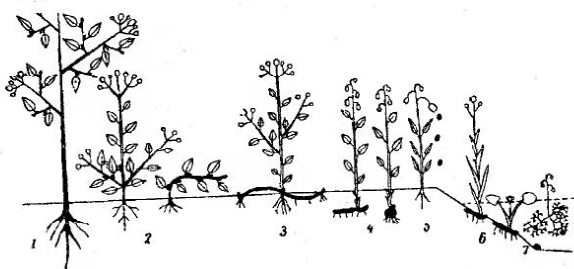


Рис. 1. Жизненные формы растений по Раункиеру: 1 – фанерофит; 2 – хамефиты; 3 – гемикриптофит; 4 – геофиты; 5 – терофит; 6, 7 – гидрофиты (черным выделены зимующие части)

Предпринималось много попыток развить систему ЖФ Раункиера. Последняя принадлежит Д. Мюллеру-Дембуа и Г. Эллленбергу (Mueller-Dombois, Ellenberg, 1974). Система, предложенная ими, – достаточно сложная и детальная. Она классифицирует растения по следующим девяти признакам:

типу питания (автотрофные, полуавтотрофные – полупаразиты, гетеротрофные – паразиты и сапрофиты);

анатомическому строению (кормофиты, таллофиты);

характеру автономности стебля и типу укоренения (укорененные в земле и с автономными стеблями, лианы, ползуэпифиты, эпифиты, водные растения);

общей архитектонике растений (с одним главным стеблем, многочисленными стеблями, растения-подушки, растения с розеточными листьями, полурозеточными листьями, ползучими не укореняющимися стеблями, ползучими укореняющимися стеблями, цепляющиеся растения);

степени одревеснения тканей (древесные, полудревесные, травы);

сезонной ритмике (вечнозеленые, зимнезеленые, летнезеленые, весеннезеленые);

характеру органов вегетативного размножения (имеющие stolony, корневища, луковичи, почки возобновления на стержневом корне);

наличию специфических тканей (суккуленты, геломорфные растения);

дополнительным признакам (эпифиты, сапрофиты).

Таким образом, классификация Раункиера детализирована и включает пять иерархических рангов. Так, фанерофиты вначале разделяются на деревья, кустарники, лианы, эпифиты; хамефиты – на кустарнички, полукустарнички и травы; гемикриптофиты – на многостебельные, розеточные, полурозеточные, с одним главным стеблем, со стелющимися стеблями, цепляющиеся растения, суккуленты и т.д.

На следующих этапах деления за критерии дробных единиц приняты тип фенологического развития растения (вечно-, летне-, зимне-, весеннезеленые) и некоторые дополнительные морфологические критерии (скажем, по характеру листьев – иглы или широкие листья у деревьев; по органам вегетативного размножения и т.д.).

Для иллюстрации приведем фрагмент системы Мюллера-Дембуа – Эллленберга для фанерофитов Центральной Европы (в редакции Х.Диришке (Dierschke, 1994)).

1. **Фанерофиты**. Растения, превышающие 25–50 см, соответственно с высоким расположением почек возобновления.

1.1. **Деревья**. Отдельные стволы с разветвлением в области кроны. Подразделение на нано- (ниже 2 м), микро- (2–5 м) и мезофанерофиты (до 50 м).

1.1.1. Вечнозеленые.

1.1.1.1. Хвойные: *Abies*, *Picea*, *Pinus*, *Taxus*.

1.1.1.2. Жестколистные: *Plex aquifolium*.

1.1.2. Летнезеленые (листопадные).

1.1.2.1. Хвойные: *Larix europaica*.

1.1.2.2. Лиственные.

1.1.2.2.1. Без подземных побегов: *Acer*, *Betula*, *Carpinus*, *Fagus* и др.

1.1.2.2.2. С подземными побегами: *Populus tremula*, *Prunus avium*, *Robinia pseudoacacia*, *Sorbus torminalis*, *Tilia* и др.

1.2. **Кустарники**. Преимущественно вертикально растущие, одревесневшие от основания до верхушек побегов. (Подразделение по высоте – см. 1.1.)

1.2.1. Вечнозеленые.

1.2.1.1. Хвойные: *Juniperus communis*.

1.2.1.2. Жестколистные: *Viburnum sempervirens*, *Daphne laureola*, *Hippophae rhamnoides*.

1.2.1.3. Стланник-криволеесь: *Pinus mugo*.

1.2.2. Летнезеленые (листопадные).

1.2.2.1. Без подземных побегов: *Corylus*, *Crataegus*, *Sambucus* и др.

- 1.2.2.2. С подземными побегами: *Cornus sanguinea*, *Euonymus europaeus*, *Frangula alnus*, *Myrica gale* и др.
- 1.2.2.3. С надземными стелющимися укореняющимися ветвями побегов (иногда только при определенных условиях роста): *Prunus padus*, *Ribes nigrum*, *Rubus fruticosus*, *Salix aurita* и др.
- 1.2.2.4. Стелющиеся: *Alnus viridis*.
- 1.2.3. Зимующие зеленые: *Rosa pendulina*, *Rubus fruticosus*.
- 1.3. Лианы. Цепляющиеся за опоры древесные растения. При больших зимних холодах становятся стелющимися растениями.
- 1.3.1. Вечнозеленые: *Hedera helix* (с лазающими корнями).
- 1.3.2. Летнезеленые.
- 1.3.2.1. Плети с усиками: *Clematis alpina*, *C. vitalba*.
- 1.3.2.2. Вьющиеся: *Lonicera periclymenum*, *Vitis sylvestris*.
- 1.3.2.3. Лазающие: *Rosa arvensis*, *Rubus caesius*, *R. fruticosus*.
- 1.4. Эпифиты.
- 1.4.1. Вечнозеленые: *Viscum*.
- 1.4.2. Летнезеленые: *Loranthus*.

1.2. Функциональные типы растений (ФТР)

Как уже отмечалось, система ФТР – это наиболее интегрированный вариант ЖФ, впервые описанный Е. Вармингом и ориентированный на установление ограниченного числа типов. В первую очередь ФТР используются при аэрокосмическом мониторинге.

Самая обобщенная система ФТР для земного шара предложена Е.О. Боксом (Вох, 1996) и включает следующие типы:

1. Тропические вечнозеленые широколиственные деревья.
2. Тропические листопадные широколиственные деревья.
3. Экстратропические вечнозеленые листопадные деревья (с лавровидными, т.е. кожистыми, листьями).
4. Листопадные широколиственные деревья умеренной широты.
5. Иглолистные вечнозеленые деревья умеренной и бореальной полосы.
6. Иглолистные листопадные деревья умеренной и бореальной полосы.
7. Склерофильные вечнозеленые деревья и кустарники.
8. Склерофильно-кожистые вечнозеленые и полувечнозеленые кустарники и кустарнички (растения полупустынь).
9. Листопадные кустарнички (растения полупустынь).
10. Широколиственные кустарнички с коротким периодом развития (тундровые растения).
11. Вечнозеленые кустарники, кустарнички и травы, образующие дерновины и переживающие холодные ночи в состоянии покоя (альпийские растения трюфиков).
12. Граминоиды (злаки, осоки).
13. Стресс-толерантные суккуленты.
14. Травы-эфемеры.
15. Стресс-толерантные маленькие растения (мхи и лишайники).

Существуют и региональные системы ФТР: для растений тундр (Charin et al., 1996), саванн (Skarpe, 1996), широколиственных лесов (Bugmann, 1996), а также специальные системы ФТР, отражающие поведение растений при пирогенной восстановительной сукцессии (Condit et al., 1996), усилении выпаса (Noble, Gitay, 1996; Aguiar et al., 1996) и др. Региональные системы более детальны. Например, в тундрах как ФТР выделены осоки, разнотравье, листопадные кустарники, злаки, вечнозеленые кустарники, мхи, лишайники, листопадные и вечнозеленые деревья, а в саваннах – вечнозеленые деревья, листопадные деревья с узкими и широкими листьями, хамефиты, геофиты, многолетние узко- и широколиственные злаки, а также с персходным типом листа, однолетние злаки, однолетнее разнотравье.

1.3. Развитие физиономики в российской традиции

В основу систем ЖФ российских исследователей был положен принцип разделения растений на деревья, кустарники, полукустарники, кустарнички, травы, которые далее достаточно подробно делились по типу строения надземных и подземных органов (Высоцкий, 1915; Алехин, 1930; Келлер, 1933; Закржевский, Коровин, 1935; Лавренко, 1935; Прозоровский, 1940). Все предложенные системы были региональными и создавались для ограниченного разнообразия типов растительности. Низшие единицы этих систем ЖФ называются *экоморфами*.

Этот опыт обобщил в своей системе ЖФ И.Г.Серебряков (1962, 1964). Его система иерархична, достаточно сложна (до 8 рангов: отдел – тип – класс – подкласс – группа – подгруппа – секция – жизненная форма) и опирается на две теоретические посылки, свойственные российской НОР периода 50–60-х годов:

- признание адекватности структуры и функции, что позволяло рассматривать гипотетические связи между строением растений и условиями среды обитания как закономерности;
- эволюционная трактовка всех ЖФ как элементов филогенетического древа, например от единого корня «деревья» отходили ветви на лиановидные, суккулентные, немногоствольные, стелющиеся деревья и деревья-подушки, и уже на этих ветвях деревья последовательно эволюционировали в кустарники, травянистые поли- и монокарники.

Современное знание более прагматично (т.е. явления могут приниматься такими, какие они есть, без попыток выявить их происхождение). Общая тенденция конвергенции ЖФ разных таксонов под влиянием сходных условий не отвергается (Серебрякова, 1980; Уиттекер, 1980) и иллюстрируется формированием параллельных типов ЖФ у систематически далеких таксонов

(суккулентные молочаи и кактусы, растения-подушки из семейств зонтичных, сложноцветных, бобовых). Тем не менее попытки детализировать филогенетические связи между разными типами ЖФ в современной литературе уже нет. Как в области систематики, так и при классификациях растительности и ЖФ эволюционные реставрации из-за трудной доказательности постепенно теряют популярность.

И.Г.Серебряков обосновывал свою систему огромным фактическим материалом, и потому все приводимые им единицы, от высших и до низших, реально существуют. Эта система удобна для регионального использования, когда из нее отбирается ограниченное количество экморф, встречающихся на исследованной территории. Для обзоров в глобальном масштабе или масштабе целых материков удобнее компактная система Мюллера-Дембуа – Элленберга либо еще более обобщенные системы ФТР.

Общая структура системы ЖФ И.Г.Серебрякова следующая. Все формы растений разбиваются на 4 отдела: древесные растения, полудревесные растения, наземные травы, водные травы. Отделы разбиты на типы. Первый – на деревья, кустарники, кустарнички; второй – на полукустарники и полукустарнички; третий – на поли- и монокарпические травы; четвертый – на земноводные, планктонные и водные травы. Каждый тип в свою очередь разделен на множество более мелких единиц.

Чтобы показать принцип деления, приведем полный список единиц для одного типа – деревьев (характеристики единиц нами сокращены).

Тип. Деревья.

1 класс. Кронаобразующие с полностью одревесневшими удлиненными побегами.

1 подкласс. Наземные кронаобразующие.

Группа А. С обычной, подземной, корневой системой.

Подгруппа а. С прямостоящими стволами. Рост стволов всегда ортотропен.

Секция 1. Одноствольные с высоким стволом (лесного типа). Ствол (моноподиальный или симподиальный) в единственном числе сохраняется в течение всего онтогенеза дерева.

Секция 2. Кустовидные или немногоствольные (плеюкорные) субальпийского и субарктического типов. Во взрослом состоянии имеют несколько стволов, возникающих из спящих почек у основания материнского главного ствола.

Секция 3. Одноствольные с низким стволом (лесостепного и саванно-лесного типа или «плодового типа»).

Секция 4. Саванновые с водозапасающим, резко утолщенным (иногда бочковидно) мощным стволом.

Секция 5. С сезонно суккулентными однолетними безлистными побегами (древья внутритропических пустынных областей).

Подгруппа б. С лежащим укореняющимся стволом и главными ветвями – стланцами.

Подгруппа в. С лиановидным стволом.

Группа Б. Обладающие, кроме обычных подземных корней, еще и специализированными надземными корнями.

Подгруппа а. С «ходульными» надземными корнями в нижней части ствола.

Подгруппа б. С «дыхательными» корнями.

Подгруппа в. С «досковидными» выростами-подпорками корня происхождения в основании ствола.

2 подкласс. Гемизипитные кронаобразующие.

Группа А. Вегетативнонеподвижные гемизипитные кронаобразующие. Воздушные корни – ложные стволы растут лишь вниз по стволу дерева-хозяина, тесно окружая его со всех сторон; утолщение их приводит к повреждению и отмиранию ствола дерева-хозяина.

Группа Б. Вегетативно-подвижные гемизипитные кронаобразующие. Воздушные корни растут не только вниз по главному стволу, но и вдоль ветвей кроны дерева-хозяина, спускаясь к земле под всей его кроной и образуя множество колонновидных «стволов» корневого происхождения.

2 класс. Розеточные.

1 подкласс. Неветвящиеся розеточные.

2 подкласс. Ветвящиеся розеточные.

3 класс. Суккулентно-стеблевые безлистные.

К сожалению, система И.Г.Серебрякова не была опубликована за рубежом, и потому мало известна англоязычному читателю, хотя его работы упоминаются в обзоре Я.Баркмана (Barkman, 1988).

ВЫВОДЫ

Жизненная форма – это внешний облик растения, в котором отражается его приспособленность к экологическим условиям. Истоки учения о ЖФ обнаружены в работах Теофраста. Вклад в развитие системы ЖФ внесли А.Гумбольдт, А.Гризебах, О.Друде, Е.Варминг, Ф.Клементс и особенно – К.Раункиер и И.Г.Серебряков.

Система ЖФ Раункиера построена на учете одного критерия положения и способа защиты почек возобновления в течение неблагоприятного периода (холодного или сухого). Предложенные им типы ЖФ (фанерофиты, хамефиты, гемикриптофиты, криптофиты – геофиты и гидрофиты, терофиты) легли в основу современной системы ЖФ, наиболее развитый вариант которой был создан Д.Мюллер-Дембуа и Г.Элленбергом.

В современной НОР распространена также система ФТР как самый интегрированный вариант ЖФ, созданный для глобального мониторинга состояния экосистем. В системе ФТР особое предпочтение отдается тем признакам морфологии растений, которые тесно скоррелированы с физиологическими возможностями адаптации к окружающей среде. Самая обобщенная система ФТР для земного шара предложена Е.Боксом.

Система ЖФ И.Г.Серебрякова, которая базируется на эволюционном принципе (деревья → кустарники → полукустарники → многолетние травы → однолетние травы) с дальнейшим подразделением этих отделов на дробные категории восьми рангов, удобна при изучении состава ЖФ растительности отдельных регионов.

Глава 2 ОТНОШЕНИЕ ВИДОВ К ФАКТОРАМ СРЕДЫ

При изучении жизненных форм отношение видов к факторам среды оценивается через их внешний облик. Рассмотрим другой подход к анализу этой закономерности – оценку экологии видов вне связи с морфологией через изучение их распространения по разным вариантам условий среды. Кратко напомним основные понятия учения о факторах среды (этот раздел экологии называется факториальной экологией).

2.1. Классификация факторов среды.

Комплексные градиенты

Экологические факторы делятся на *абиотические*, т.е. факторы неорганической, или неживой, природы, и *биотические*, порожденные жизнедеятельностью организмов. Совокупность абиотических факторов в пределах однородного участка называется *экотопом*, вся совокупность факторов, включая биотические, – *биотопом*. К абиотическим факторам относятся:

климатические – свет, тепло, воздух, вода (включая осадки в различных формах и влажность воздуха);

эдафические, или почвенно-грунтовые, – гранулометрический и химический состав почвы, ее водный и температурный режимы;

топографические – условия рельефа.

Климатические и эдафические факторы во многом определяются географическим положением экотопа: его удаленностью от экватора и от океана и высотой над уровнем моря.

Прямые экологические факторы непосредственно влияют на растения. Примеры прямых факторов: увлажнение, температура, богатство почвы элементами минерального питания (ЭМП) и др.

Косвенные экологические факторы действуют на растения опосредствованно – через прямые факторы среды. Примеры косвенных факторов: географическая широта и удаленность от океана, рельеф (высота над уровнем моря и экспозиция склона), гранулометрический состав почвы. С подъемом в горы изменяется климат (количество осадков и температурный режим); экспозиция и крутизна склона влияют на интенсивность

прогрева поверхности почвы и режим ее увлажнения. Гранулометрический состав почвы воздействует на растения через режим увлажнения и динамику ЭМП и т.д.

Группа экологических факторов, которые изменяются сопряженно, называется *комплексным градиентом*. Р.Уиттекер (1980) писал, что нет экологических факторов, которые бы не объединялись в комплексные градиенты.

Комплексные градиенты, как правило, формируются косвенными факторами, подобными высоте над уровнем моря или географической широте. В комплексные градиенты могут объединяться и прямодействующие экологические факторы. Например, повышение интенсивности выпаса вызывает уплотнение почвы, а на влажных почвах в степных районах – и их засоление за счет усиления капиллярного подъема воды, несущей соли к поверхности почвы.

Изменение увлажнения влияет на биохимические процессы в почве и активность различных групп микроорганизмов, которые осуществляют гумификацию или минерализацию органического вещества.

Изменение температуры почвы также может вызвать цепную реакцию процессов изменения режима увлажнения и физико-химических преобразований.

Комплексные градиенты, которые в большей степени, чем другие, влияют на состав и структуру фитоценозов, называются *ведущими*. В состав ведущих комплексных градиентов всегда входят лимитирующие факторы среды, т.е. факторы, которые находятся в максимуме или минимуме и потому сильнее прочих влияют на распределение и развитие растений.

Так, в тундровой зоне основу ведущего комплексного градиента составляет количество тепла, так как влаги там достаточно, а обеспеченность ЭМП также зависит от тепла: чем теплее субстраты, тем активнее идут в них процессы образования гумуса и его минерализации, а потому меньше накапливается неразложившихся остатков растений.

В зоне тайги лимитирующим фактором в составе ведущего комплексного градиента является обеспеченность почв ЭМП. Почвы, образующиеся на карбонатных породах, богатых кальцием и другими ЭМП, позволяют формироваться очень продуктивным сообществам. Однако в условиях тайги возрастает роль второго ведущего комплексного градиента, связанного с увлажнением.

В лесостепной и степной зонах ведущий комплексный градиент объединяет экологические факторы, связанные с увлажнением почв, так как в этих зонах (черноземы) они богаты

ЭМП. На этот комплексный градиент может накладываться влияние вышаса (как отмечалось, это также комплексный градиент), а в южной части степной зоны – засоление почвы.

Биотические факторы являются следствием *взаимоотношений организмов* (более подробно в разд. 7.2.2 и 7.2.3). Для растений – это конкуренция, влияние животных (фитофаги, паразиты, опылители, распространители плодов и семян), грибов (микоризные, паразитические) и микроорганизмов (азотфиксирующие и болезнетворные бактерии, вирусы).

Факторы, связанные с влиянием человека, выделяются в отдельную группу *антропогенных факторов*. В настоящее время роль антропогенных факторов резко возросла, а потому изучение последствий их влияния, а также разработка способов регулирования отношений человека и природы относятся к важнейшим проблемам НОР.

2.2. Основные подходы к изучению экологии видов

Как уже отмечалось, отношение разных видов к факторам среды индивидуально. Поэтому наиболее последовательным методом изучения экологии видов считается *ординация видов* – упорядочение по положению их оптимумов вдоль осей градиентов комплексных экологических факторов.

Этот вариант оценки экологии видов – самый информативный и естественный прием изучения отношения видов к факторам среды, он неудобен для практического использования. Поэтому чаще результаты ординационного анализа преобразуются (редуцируются) в более простую и удобную систему экологических групп (ЭГ).

Если при выделении форм роста ставится задача очистить морфологические характеристики видов от экологических интерпретаций, то при изучении экологии видов решается обратная задача – дать характеристику их адаптивного потенциала и соответственно их координат в пространствах экологических факторов многомерного континуума растительности вне зависимости от ФР видов. Таким образом, выделение ФР и ЭГ видов можно рассматривать как процесс дезинтеграции ЖФ, при котором сходные ФР могут оказаться в разных ЭГ, а внутри одной ЭГ окажутся разные ФР.

Идеальной системой видов, наиболее полно отражающей их экологию и ЖФ, является решетка, в которой по горизонтали указываются ЭГ, а по вертикали – ФР (табл. 2). При этом в клетках решетки располагаются виды одной ФР и одной ЭГ. Столь дробную единицу классификации ЖФ, как уже отмечалось, в отечественной НОР называют *экоморфой*.

Таблица 2

Зависимость между системами ФР, ЭГ и экоморфами (A₁ . . . E₅)

ЭГ	ФР				
	1	2	3	4	5
A	A ₁				
B	B ₁	B ₂			
C	C ₁	C ₂	C ₃		
D		D ₂	D ₃	D ₄	
E			E ₃	E ₄	E ₅

Представленность одной ФР в разных ЭГ – обычное явление. Так, среди ФР деревьев есть гигрофиты (*Alnus glutinosa*), мезофиты (*Tilia cordata*) и ксерофиты (*Haloxylon ammodendron*). Дерновинные граминоиды с плотным кустом представлены в степях (*p.Stipa*), на лугах (*p. Deschampsia*) и на болотах (*Carex cespitosa*). Отнесение их к разным экоморфам позволяет выявить нюансы адаптивных анатомо-морфологических комплексов.

2.2.1. Ординация видов

Как уже отмечалось, ординация – это широкий класс современных методов обработки данных о связи растительности и условий среды. Рассмотрим классификацию ординационных подходов.

Классификация методов ординации

Различают следующие варианты ординации.

R- и Q-методы. R-методом ординируются виды, Q-методом – фитоценозы. Первый метод удобен, получаемый результат более компактен и характеризует особенности экологии отдельных видов. Затем на этой основе можно анализировать и экологию фитоценозов. Вторым методом непосредственно определяются точки координат фитоценозов в пространстве факторов.

Прямая и непрямая ординации. При прямой ординации измеряются значения того фактора (комплексного градиента), вдоль которого проводится ординация. При непрямой ординации виды упорядочиваются вдоль осей состава и структуры растительных сообществ, в которых отражается влияние комплексного градиента.

Получить данные об условиях среды в одних случаях просто (легко измерить высоту над уровнем моря, определить глубину водосема, прозрачность воды, общее содержание солей в почве), в других – почти нереально. Например, чтобы оценить

влажность почвы, нужно регулярно в течение нескольких лет послойно определять содержание в ней влаги. Однократный учет влажности в одном из горизонтов не даст представления о динамике этого фактора, а состав растительности отражает именно такую динамику.

Одномерная и многомерная ординации. Процедуру упорядочения видов или описаний фитоценозов вдоль оси фактора среды можно последовательно повторять для нескольких факторов. Например, вначале упорядочить виды по оси градиента увлажнения, после этого — засоления, затем — интенсивности выпаса. Такая последовательная ординация называется *одномерной*. Определение координат объектов в пространстве нескольких факторов называется *многомерной ординацией*.

Градиентный анализ

Наиболее распространенным методом прямой одномерной ординации является градиентный анализ. Суть метода достаточно проста: одновременно с геоботаническим описанием площадок учитывается фактор, значения которого откладываются по оси ординации. Этот фактор должен входить в состав ведущего комплексного градиента, что обычно несложно установить при интуитивном изучении растительности.

Далее достаточно большую выборку (объемом 300–500 описаний) группируют по классам выбранного градиента (обычно достаточно 5–7 групп), и в этих группах учитывается постоянство

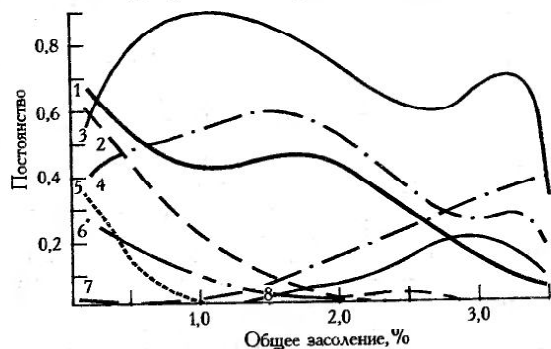


Рис. 2. Экоклиническое распределение некоторых видов травяной растительности поймы в нижнем течении Волги по градиенту общего засоления почвы (по Golub, Mirkin, 1986): 1 — *Phalaroides arundinacea*, 2 — *Bolboschoenus maritimus*, 3 — *Alisma plantago-aquatica*, 4 — *Althaea officinalis*, 5 — *Euphorbia borodini*, 6 — *Argusia sibirica*, 7 — *Atriplex litoralis*, 8 — *Tripolium vulgare*

ство или покрытие каждого вида. Для статистической оценки достоверности распределения вида по классам градиента используют однофакторный дисперсионный анализ. Экологию вида можно характеризовать не только кривой его распределения, но и статистическими параметрами: параметрическими (средневзвешенное значение фактора и его ошибка, дисперсия) или непараметрическими (мода, квантили, эмпирические границы распределения и т.д.).

На рис. 2 показан пример результата градиентного анализа. Хорошо видно, что на этом градиенте разные виды распределены индивидуально. Из рисунка очевидно и сходство экологии видов: одни из них наиболее постоянны при слабом засолении (1, 5, 6), другие — при среднем (3, 4), а третьи тяготеют к наиболее засоленным почвам (7, 8). Это сходство служит предпосылкой выделения ЭГ.

Непрямые методы ординации

Непрямые методы основываются на положении о том, что чем меньше фитоценозы похожи друг на друга по видовому составу, тем больше различаются условия среды, под влиянием которых они сформировались.

В некоторых случаях применяют «полупрямые» методы, когда ось фактора среды строят на основе знания максимума и минимума фактора. Например, в сходных почвенных условиях выбирают участки сбитого пастбища и сенокоса, где выпас скота не проводится. Состав всех других фитоценозов сопоставляют с составом этих двух полярных описаний и по степени их сходства определяют пастбищную нагрузку на сообщества. Таким образом, весь массив описаний оказывается упорядоченным вдоль оси комплексного градиента фактора пастбищной нагрузки, которую прямым способом измерить не удастся. Этот метод называется *композиционной ординацией* (Миркин и др., 1989).

Если информация о факторах среды полностью отсутствует, в качестве полярных выбирают описания с наиболее непохожим видовым составом, проводят ту же операцию сравнения с ними других описаний, а потом полученную ось идентифицируют с каким-то фактором среды. Обычно для такой идентификации (т.е. установления того, какой экологический фактор стоит за выделенной осью) достаточно интуиции, так как опытный геоботаник знает экологию видов и ему бывает понятно, благодаря какому фактору различаются полярные описания.

С внедрением вычислительной техники многомерные методы непрямой ординации усложнились (описания сравниваются не с полярными эталонами, а друг с другом) и получили широкое распространение.

Достоинство многомерных методов ординации состоит в том, что при их использовании помимо выявления факторов, которые организуют растительность, сравнивается их экологическая роль, т.е. вклад в эту организацию. Общая сумма вкладов всех факторов организации равна единице, а вклад конкретного фактора – долям ее.

Развитие методов непрямо́й компьютерной ординации связано с именами М.Хилла (M.Hill), К. тер Браака (C. ter Braak) и других экологов-математиков. В итоге сегодня широкое международное хождение имеют пакеты программ для ординации: DECORANA, CANOCO и др. При ординации по этим программам в качестве исходных данных могут использоваться не только полные геоботанические описания (так как в их составе как бы «закодированы» условия среды, которые сформировали этот ансамбль видов), но и некоторая информация об условиях среды, если она имеется (например, о высоте над уровнем моря, географической широте, результатах почвенных анализов, глазомерных оценках пастбищной дигрессии в 3–5-балльной шкале и т.д.).

На рис. 3 приведены результаты непрямо́й ординации описаний степных фитоценозов (в варианте R-анализа). Для упрощения показано только 16 видов. Как уже отмечалось, при непрямо́й ординации оси отражают влияние факторов среды, но через сходство и различие распределения видов по разным местобитаниям и соответственно разным фитоценозам.

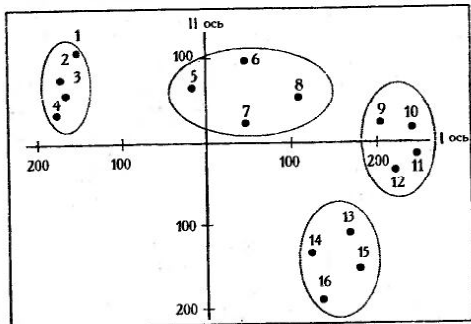


Рис. 3. Результаты непрямо́й ординации описаний растительности степей Башкирского Зауралья с использованием пакета программ CANOCO (по Сайтову, 1992): 1 – *Filipendula ulmaria*, 2 – *Festuca pratensis*, 3 – *Origanum vulgare*, 4 – *Dactylis glomerata*, 5 – *Artemisia sericea*, 6 – *Galatella angustissima*, 7 – *Galium ruthenicum*, 8 – *Poa stepposa*, 9 – *Plantago urvillei*, 10 – *Festuca pseudovina*, 11 – *Artemisia austriaca*, 12 – *Alyssum turcestanicum*, 13 – *Centaurea sibirica*, 14 – *Gentiana ruthenica*, 15 – *Alyssum tortuosum*, 16 – *Onosima simplicissima*

На оси I и II приходится соответственно 51 и 26% общего варьирования растительности. Ось I в первую очередь отражает пастбищную дигрессию. Поэтому на ее правом конце сгруппировались виды, устойчивые к выпасу (9–12), а на левом, напротив, – виды-мезофиты, произрастающие на лугах и опушках, которые не используются как пастбища (1–4). Ось II в большей степени связана с петрофитностью, поэтому в ее нижней части расположены виды-камнелюбы (13–16), а в верхней – виды, характерные для сравнительно мощных почв (5–8).

Следует подчеркнуть, что факторы пастбищной дигрессии и петрофитности не независимы, так как выпас может нарушать дерн и вызывать эрозию. Поэтому на рисунке виды-петрофиты оказались смещенными в сторону усиления пастбищной дигрессии.

Выделение ЭГ по результатам ординации

Результаты ординации дают очень много информации об экологии видов, однако они неудобны для практического использования. Как уже отмечалось, более удобны результаты объединения видов в условно однородные ЭГ. Иными словами, ЭГ объединяют виды со сходным отношением к одному или нескольким факторам среды.

Особенно удобно проводить выделение ЭГ по результатам градиентного анализа. При формализованном варианте такого анализа моделируется интуитивный опыт установления групп видов с разным отношением к экологическим факторам и в первую очередь к увлажнению, когда выделяются группы гидрофитов, гидрогигрофитов, гигрофитов, мезогигрофитов, гигромезофитов, мезофитов, ксеромезофитов, мезоксерофитов, ксерофитов.

При использовании градиентного анализа, если выборка описаний репрезентативна, результат уже не зависит от интуиции исследователя. Задав определенный шаг редукции выявленной последовательности видов, можно получить достаточно объективные ЭГ в двухступенчатой форме: группы устанавливаются по положению моды вида на градиенте, а подгруппы – по экологическому диапазону.

На большие возможности применения градиентного анализа для экологической классификации видов указал В.Б.Голуб (1983), который изучал отношение видов к фактору увлажнения с использованием градиента превышения над уровнем моря в дельте Волги. Таким образом, Голуб исследовал отношение вида к прямому экологическому фактору (точнее, к комплексному градиенту, организованному фактором увлажнения) через косвенный фактор, который, с одной стороны, отражал длительность затопления пойменными водами, а с другой – близость уровня грунтовых вод и переменность водного режима.

В зависимости от высоты над меженью и условий обводнения высотный диапазон профиля был условно разбит на шесть типов местообитания: менее 0,5 м – гигрофитный; от 0,5 до 0,9 м – гигромезофитный; от 1,0 до 1,4 м – мезогигрофитный; от 1,5 до 1,9 м – мезофитный; от 2,0 до 2,4 м – ксеромезофитный; от 2,5 до 2,9 м – ксерофитный. По данным водомерного поста за последние 20 лет первый тип местообитания находится под водой более трех месяцев в году, второй затапливается во время половодий на 2–3 месяца, третий – ежегодно на 1,5–2 месяца, четвертый покрывается водой 5–8 раз в десять лет на срок до одного месяца, пятый – 1–2 раза в десятилетие на 10–20 дней, шестой не затапливается во время половодий.

В соответствии с типами местообитания все виды были разбиты на группы по отношению к фактору увлажнения. Экологическая группа трактовалась как собрание видов с модой в одном классе градиента, а в зависимости от ширины эмпирического интервала присутствия (ЭИП) виды еще были подразделены на 3 группы: стенотопы, мезотопы и эвритопы. Первые имеют ЭИП_{0,95} менее 0,75; вторые – 0,75–1,75; третьи – более 1,75.

В табл. 3 приведена (в сокращении) классификация видов по отношению к фактору увлажнения.

Таблица 3

Экологическая классификация видов, построенная по результатам градиентного анализа (по Голубу, 1983)

ЭГ	Группа по широте экологической амплитуды		
	Стенотопы	Мезотопы	Эвритопы
Гигрофиты	<i>Sparganium erectum</i>	<i>Agrostis stolonifera</i> , <i>Alisma plantago-aquatica</i>	<i>Rorippa amphibia</i> , <i>Stachys palustris</i>
Гигромезофиты	<i>Butomus umbellatus</i> , <i>Carex acuta</i> , <i>Polygonum hydropiper</i>	<i>Lysimachia vulgaris</i> , <i>Phalaroides arundinacea</i> , <i>Phragmites australis</i>	<i>Bidens tripartita</i> , <i>Echinochloa crusgalli</i> , <i>Oenanthe aquatica</i>
Мезогигрофиты	<i>Salicornia europaea</i>	<i>Crypsis aculeata</i> , <i>Eleocharis palustris</i> , <i>Lythrum virgatum</i>	<i>Althaea officinalis</i> , <i>Boschoenus maritimus</i> , <i>Crypsis schoenoides</i>
Мезофиты	–	<i>Glycyrrhiza glabra</i> , <i>Lepidium latifolium</i> , <i>Plantago major</i>	<i>Elytrigia repens</i>
Ксеромезофиты	–	<i>Atriplex tatarica</i> , <i>Cynodon dactylon</i> , <i>Juncus gerardii</i>	<i>Solanum nigrum</i> , <i>Suaeda confusa</i> , <i>Xanthium strumarium</i>
Ксерофиты	<i>Petrosimonia crassifolia</i>	<i>Dodartia orientalis</i> , <i>Eremopyrum triticeum</i>	–

2.2.2. Выделение ЭГ с использованием экологических шкал

Экологические шкалы – это таблицы характеристики экологии видов, на основе которых проводится оценка условий среды (т.е. решается задача, называемая геоботанической индикацией). Из всех имеющих хождение экологических шкал (Ellenberg, 1974; Landolt, 1977 и др.), видимо, лучшими остаются составленные под руководством Л.Г.Раменского (Раменский и др., 1956), хотя они не безупречны и грешат ложной точностью. В этом случае методика характеристики экологии видов в целом напоминала композиционную ординацию: подбирались экологически контрастные описания, представляющие заведомо различные градации по одному фактору, и между ними помещались промежуточные описания до тех пор, пока картина изменения флористического состава по осям ординации (увлажнение, богатство почвы, пастбищная дигрессия, аллювиальность, переменность увлажнения) не становилась континуальной. Далее на этом композиционном градиенте устанавливались диапазоны распределения видов при разном обилии.

Число градаций по осям ординации, которые использовал Л.Г.Раменский, было достаточно велико: 120 ступеней для увлажнения, 30 – для богатства и засоления почвы, 20 – для переменности водного режима, по 10 – для аллювиальности и пастбищной дигрессии. И хотя Раменский не выделял ЭГ, охарактеризованные им виды можно сгруппировать по приуроченности диапазона распределения при максимальном обилии к разным частям градиента. Так, по оси увлажнения Раменский объединил 120 ступеней в 12 более крупных градаций, по приуроченности к которым несложно выделить следующие ЭГ видов:

Градации	Экологические группы видов
1–17.....	пустынное увлажнение (гиперксерофиты)
18–30.....	полупустынное (пустынно-степное, гиперксерофиты)
31–39.....	сухостепное (ксерофиты)
40–46.....	среднестепное (мезоксерофиты)
47–52.....	лугово-степное (влажно-степное, ксеромезофиты)
53–63.....	сухолуговое (и свежелуговое, мезофиты)
64–76.....	влажнолуговое (гигромезофиты)
77–88.....	сыролуговое (гигромезофиты)
89–93.....	болотно-луговое (мезогигрофиты),
94–103.....	болотное (гигрофиты)
104–109.....	местообитания прибрежно-водной растительности (гигрогидрофиты)
110–120.....	местообитания водной растительности (гидрофиты)

Можно также выделить некоторое количество эвритопных ЭГ. Так, *Festuca valesiaca* при высоком обилии имеет диапазон распределения от 21 до 53 ступени и соответственно должна рассматриваться как гиперксерофит-ксеромезофит (пустынно-степной, лугово-степной вид, Е.М.Давренко называл этот вид эвриксерофитом).

В табл. 4 приведен пример установления ЭГ на основе шкал А.Г.Раменского. Для некоторых видов (*Bromopsis inermis*, *Carex praecox*, *Trifolium pratense*) в «Экологических шкалах...» (Раменский и др., 1956) указано по 2-3 распределения видов в разных зонах.

Таблица 4
Пример сравнительной экологической характеристики некоторых видов растений по фактору увлажнения

Вид	Массово (более 8%)	Обильно (2,5-8%)	Умеренно (0,3-2,5%)	Мало (0,1-0,2%)	Единично	ЭГ
	m	c	n	p	s	
<i>Carex gracilis</i>	95-103	89-105	82-106	80-	68-	Гигрофит
<i>Phalaroides arundinacea</i>	89-94	84-98	74-99	66-100	64-102	Мезогигрофит
<i>Carex vulpina</i>	90-99	84-102	82-104	75-105	69-	Мезогигрофит
<i>Agrostis alba</i>	56-71	55-82	53-88	51-90	49-96	Гигромезофит
<i>Carex praecox</i>	53-65 ¹ 65-80 ² 59-86 ³	49-73 51-83 47-89	47-83 47-87 42-93	46-86 36-89 34-98	-87 -98 24-109	Гигромезофит
<i>Bromopsis inermis</i>	62-66 ¹ 51-60 ² 62-80 ³	49-74 48-65 55-86	(47-77) 47-71 42-87	-80 43-78 29-89	-86 -2 22-98	Мезофит
<i>Festuca pratensis</i>	59-77	51-83	48-88	47-94	-96	Мезофит
<i>Trifolium pratense</i>	58-72	57-77 ¹ 55-68 ²	54-83 -76	53-87 47-89	-90	Мезофит
<i>Trifolium montanum</i>	53-58	47-66	43-70	36-	33-77	Ксеромезофит
<i>Festuca valesiaca</i>	21-53	17-59	12-62	11-64	10-66	Ксерофит-эвритоп

Примечания.

1. Индексы указывают диапазоны распределения видов в лесной, лесостепной и степной зонах.

2. Для некоторых видов при низком проективном покрытии Раменский смог определить только верхнюю или нижнюю границу распределения.

2.2.3. Выделение ЭГ физиологическими методами

На первый взгляд может показаться, что высокий современный уровень развития методов физиологии растений позволяет оценить отношение видов к водному режиму, освещенности, солевому питанию по физиологическим и анатомическим параметрам. Было много надежд на то, что «новые» методы вытеснят «старые» описательно-геоботанические методы и станут основой для объективной оценки экологии отдельных видов и их объединения в группы по сходству отношения к условиям среды. Например, такие параметры, как тип фотосинтеза (C3, C4, CAM), амплитуда осмотического давления клеточного сока, суточные циклы изменения транспирации, оводненность тканей или анатомические признаки, показывающие адаптивность к засухе (редукция площади листа, развитие эпидермы, опушения, суккулентность и другие функциональные признаки, помогающие растению сохранить дефицитную влагу), казалось бы, позволяют наиболее объективно и эффективно оценивать отношение видов к водному режиму. Однако при выделении ЭГ видов на основе физиологических параметров ситуация оказывается значительно сложнее (Усманов и др., 1995), поскольку приспособление к каждому экологическому фактору у разных видов происходит по-своему и адаптивные признаки могут образовывать очень большое число сочетаний.

Кроме того, физиологические оценки видов достаточно трудоемки и требуют специальных условий. В итоге самым оптимальным способом оценки экологии видов остается учет их распределения по экотопам и сообществам и только после этого — физиологическое изучение некоторого числа модельных видов, отражающих разные варианты адаптации к экологическим факторам (Наумова, Усманов, 1990). Более того, если у группы видов превалирует какой-то вариант физиологической адаптации, то его значения оказываются в тесной связи с местом видов на ведущем комплексном градиенте среды, который установлен в результате ординационного анализа. Например, К.Е.Кононов и А.Г.Наумова (1982) установили, что основные показатели водного режима растений в пойме среднего течения Лены на градиенте от гигрофитов до мезоксерофитов (от вершин грив к логам) достоверно положительно связаны с распределениями видов над меженью реки, что отражало обеспеченность почвы влагой. И при этом на определение места вида в ординационной последовательности требовалось на порядок меньше времени и средств, чем при изучении физиологических параметров водного режима.

Возникающая ситуация аналогична коллизии в таксономии, где при наличии мощных современных методов кариологического, серологического, биохимического и других анализов установление таксономических видов проводится все-таки на основе морфологических оценок, доступных глазу, а уже после этого некоторые из выделенных видов исследуются более сложными методами как объекты эйдологии — науки о видах (Грант, 1984).

Таким образом, основным методом оценки экологии видов, видимо, навсегда останется изучение их распределения в пространстве экологических факторов.

ВЫВОДЫ

Условия среды — главный фактор организации растительности, и потому экология видов является ключом к пониманию закономерностей состава и структуры растительности, а также признаков популяций растений.

Факторы среды разделяются на абиотические и биотические, прямые и косвенные и интегрируются в комплексные градиенты. Среди последних выделяются ведущие, которые в большей мере, чем другие, определяют состав растительности. В современном мире большую роль играют антропогенные факторы среды.

Наиболее информативные ординационные методы изучения экологии видов разделяются на прямые и непрямые, одномерные и многомерные. При прямой ординации виды упорядочиваются вдоль градиентов факторов, значения которых можно измерить. Методы непрямой ординации основываются на положении о том, что главным фактором, организующим растительные сообщества, являются условия среды, и чем более несходны сообщества, тем более несходны условия организующей их среды. Методы непрямой ординации универсальны, тем не менее в тех случаях, где возможно измерение напряженности градиентов ведущих факторов, прямые методы предпочтительнее.

Результаты ординации неудобны для практического использования, и потому выявленные закономерности распределения видов в пространстве градиентов факторов среды редуцируют до системы ЭГ. К одной ЭГ относятся виды с модой, лежащей в одном классе градиента. Масштаб разбиения градиента на классы задается исходя из прагматических посылок. Экологические группы могут быть разбиты на подгруппы по ширине экологического диапазона. Кроме того, ЭГ можно выделять на основе характеристик экологических диапазонов видов, которые приводятся в справочниках для определения условий среды по видовому составу растительных сообществ (т. е. по экологическим шкалам).

Физиологические методы установления ЭГ неудобны, поскольку различные виды по-разному приспособляются к одним и тем же экологическим условиям.

Глава 3 ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДОВ

Ареал вида — это территория, в пределах которой он распространен. Изучение ареалов видов позволяет получить дополнительную характеристику их экологии. Совершенно очевидно, что виды арктоальпийского или центральноазиатско-африканского ареала будут иметь совершенно разную экологию. Тем не менее оценить экологию вида только по анализу географических закономерностей распределения удается далеко не всегда: в любом географическом районе могут быть представлены экотопы разного характера (по высоте над уровнем моря и экспозиции, увлажнению и гранулометрическому составу почвы и т.д.), а потому виды со сходным ареалом могут существенно различаться по экологии и, наоборот, виды разного ареала — иметь похожую экологию (например, водные макрофиты, распространенные на разных материках).

3.1. Современные представления об ареалах

Ареалы видов индивидуальны, и нет двух видов, которые имели бы полностью совпадающие ареалы и тем более с одинаковой структурой. В какой-то части ареала вид может выступать в качестве доминанта, в какой-то — в качестве постоянного второстепенного, а в какой-то — редкого, встречающегося спорадически. У некоторых видов, напротив, ареалы более или менее однородны, и в пределах ареала вид встречается либо более или менее часто, либо спорадически. Всеобщим правилом является низкая устойчивость видов к воздействию человека у границ ареалов. В этих условиях виды становятся уязвимыми и включаются в региональные «Красные книги».

Ареалы различаются размерами: от космополитных («всюдных») до эндемичных, т.е. охватывающих ограниченную территорию, часто имеющую площадь в несколько квадратных километров. Кроме того, ареалы бывают сплошными или разорванными (дизъюнктивными). Наконец, размер ареалов видов в естественных сообществах зависит от ценотических отношений и типа стратегии вида. При отсутствии конкуренции (скажем, в ботанических садах) ареалы видов оказываются несравненно шире, чем в природе. Таким образом, по аналогии с рассматриваемыми далее реализованной и фундаментальной экологическими нишами (разд. 4.1.2) можно говорить об аутоэкологическом и синэкологическом ареалах видов.

Попытки создать универсальные системы ареалов всегда заканчивались неудачей, так как эти системы, подобно «все-

объемлющим» системам ЖФ, были сложны и неудобны для практического использования. Автор одной из лучших книг об ареалах растений А.И.Толмачев по этому поводу писал: «Опыт создания некоторых основ формальной “системы ареалов” и ее “наглядного” отображения при помощи формул свидетельствует, по-видимому, о практической невозможности систематизации данных об ареалах, не подчиненной конкретным ботанико-географическим задачам. Видимо, для сопоставления основных черт распространения растений в общеземном плане нужны одни основы классификации, для рассмотрения ареалов в деталях, в региональном плане — другие. При этом вопрос о том, что именно должно оттеняться в каждом региональном сопоставлении ареалов, зависит от особенностей решаемых соответствующим исследованием вопросов, что исключает возможность какой-либо стандартизации приемов классификации. Общеземная “система ареалов”, детализированная до той степени, которая удовлетворила бы исследователя-регионалиста, по-видимому, не может быть разработана, вероятно, она и не нужна практически» (1974, с. 108).

3.2. Критерии оценки географии видов

Для характеристики видов в современной ботанической географии используется несколько систем оценок ареалов.

В *системе широтных поясов* различают виды арктические, бореальные, неморальные, степные, пустынные и плюризональные (т.е. распространенные в нескольких широтах).

В *системе долготных поясов* виды разделяются на западноевропейские, центральноевропейские, восточноевропейские, дальневосточные, североамериканские, плюрирегиональные (космополитные) и т.д.

Эти системы Б.А.Юрцев (1968) удачно назвал биогеографическими координатами.

В *системе высотных поясов* сгруппированы равнинные, субмонтанные, монтанные (т.е. горные, с подразделением их на субальпийские, альпийские и нивальные) виды.

Система географических элементов объединяет типы ареалов, которые имеют сходные координаты в системе биогеографических координат.

Г.Вальтер (1982) для анализа европейской флоры выделил всего восемь типов ареалов: арктический, бореальный, средне-европейский, атлантический, средиземноморский, понтический (объединяющий виды восточноевропейских степей), южносибирский и турано-центральный. Эта система вполне приемлема для ориентации во флоре стран Центральной Европы, но ока-

зывается чрезмерно обобщенной для восточноевропейской флоры, не говоря уже о флоре Сибири.

Для разных районов шкалы дробности систем широтных, долготных и высотных поясов различны. Так, при анализе флоры Мещеры (“Определитель растений Мещеры”, 1987) число широтных групп было ограничено всего четырьмя (бореальная, неморальная, лесостепная, плюризональная), но количество долготных групп и подгрупп было увеличено до 14: плюрирегиональная, голарктическая, евразийская, евросибирская (восточноевропейско-сибирская, европейско-западносибирская), евросибирско-древнесредиземноморская, европейская (паневропейская, среднесредиземноморская, восточноевропейская), европейско-древнесредиземноморская, европейско-североамериканская.

Наиболее полная информация о географии видов содержится в трехтомнике Г.Мейзеля с соавторами (Meusel et al., 1965, 1978; Meusel, Jäger, 1992), в котором каждый вид центральной европейской растительности снабжен системой специальных буквенных шифров, указывающих его отношение к долготе, широте и градиенту высоты над уровнем моря.

3.3. Адвентивные виды

В анализе признаков флоры большое внимание уделяется заносным (адвентивным) видам, появление которых — одна из сторон антропогенной эволюции растительности.

По современным классификациям (Корнас, 1978; Туганаев, Пузырев, 1988; «Флора Липецкой области», 1996) эти виды различают по трем критериям: времени и способу заноса, а также степени натурализации, т.е. уровню адаптированности к новым географическим условиям.

По времени заноса выделяют:

археофиты — виды, появившиеся до XVI века, например: *Atriplex patula*, *Chenopodium hybridum*, *Fallopia convolvulus*, *Urtica urens*, *Cannabis ruderalis*;

кенофиты (неофиты) — виды, появившиеся в более позднее время. К их числу относятся такие агрессивные виды, как *Ambrosia artemisiifolia*, *Echinocystis echinata*;

По способу заноса различают:

ксенофиты — виды, занесенные случайно. К этой группе относится преобладающая часть адвентивных видов;

эргазеофиты — виды, занесенные преднамеренно (весьма многочисленная группа видов, наиболее известный пример — клен американский *Acer negundo*, давно расселяющийся без помощи человека);

ксеноэргазмофиты – переходная группа с неясным сценарием появления в новом районе.

По степени натурализации различают:

эфмерофиты – виды, флуктуирующие в локальных местообитаниях (например, *Oenothera depressa*, *Rudus virginiana* в Удмуртии, Туганаев, Пузырев, 1988);

колонофиты – виды, прочно закрепившиеся в новых местообитаниях, но не распространяющиеся из них;

эпикофиты – виды, распределяющиеся по нарушенным местообитаниям (входят в состав рудеральных сообществ, например, виды рода *Ambrosia*);

агрофиты – виды, внедряющиеся в естественные сообщества (например, зверобой в США, олуция в Австралии и др.).

ВЫВОДЫ

Изучение ареалов видов позволяет получить дополнительную информацию об их экологии, хотя экологические закономерности распределения их на материках могут быть затуманены наличием экстразональных «космополитных» местообитаний, подобных ветландам.

Ареалы видов индивидуальны по размерам, форме и структуре, поэтому создание универсальных глобальных систем их типов нецелесообразно. Детальность классификации ареалов зависит от задач исследования и географического положения региона.

Для географической характеристики видов используются системы макрогеографических координат (широтных поясов и долготных секторов), а также система высотных поясов. Масштаб разделения географических градиентов на классы зависит от задач исследования.

При анализе флоры большое значение имеет выявление адвентивных (заносных) видов, появление которых, как правило, связано с деятельностью человека. Адвентивные виды различаются по времени и способу заноса, а также по степени натурализации.

Глава 4

ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ СТРАТЕГИИ ВИДОВ

Эколого-фитоценотические стратегии (ЭФС) видов (тип поведения) – наиболее обобщенная и информативная характеристика вида, которая позволяет объяснять его реакцию на стресс, вызываемый абиотическими и биотическими факторами, нарушениями, и, как итог, его место в растительных сообществах.

4.1. Теоретические предпосылки концепции

При рассмотрении стратегий нам придется рассматривать отношения растений не только к уже отмеченным абиотическим экологическим факторам, но и к биотическим факторам, в первую очередь – конкуренцию за потребление ресурсов. Поэтому

сначала охарактеризуем конкуренцию между растениями, а также основной способ ухода от нее – распределение видов растений по разным экологическим нишам. К вопросу о дифференциации экологических ниш как одному из факторов организации растительного сообщества мы вернемся в § 7.4. Здесь же под экологическими нишами будем понимать комплекс потенциальных свойств видов – их способность использовать ресурсы факторов среды и противостоять влиянию конкуренции с другими видами.

4.1.1. Конкуренция между видами растений

Конкуренция – это соревнование особей при потреблении ресурсов (ЭМП, воды, света). Кроме того, возможна конкуренция за некоторые биотические факторы: насекомых-опылителей и распространителей плодов.

Дж.Грайм (Grime, 1979) рассматривает конкурентную мощьность вида как способность захватывать ресурс и ограничивать его потребление конкурентами в любой период жизни сообщества, а Д.Тильман (Tilman, 1982, 1983) и Ю.Э.Романовский (1992) – в первую очередь в критические периоды его дефицита (например, конкуренция за воду в период засухи). Эти взгляды дополняют друг друга: по Тильману, конкуренция наиболее полно проявляется в экстремальные периоды жизни сообщества в варьирующихся условиях среды, а по Грайму – в более стабильных экотопах (например, тропических лесов, плавней с доминированием *Phragmites australis* в дельтах южных рек, лугов в прирусловой пойме в северной части лесной зоны с доминированием *Phalaroides arundinacea* и т.д.).

Поэтому возможны самые разные соотношения между обеспеченностью ресурсами и остротой конкуренции. Как правило, при богатых ресурсах виды активно дифференцируются по конкурентной мощьности и напряженность «дележа» возрастает (Vilá, Terradas, 1995). При обеднении местообитания ресурсами конкуренция, напротив, ослабевает.

Конкуренция может быть *симметричной* (конкуренты взаимно ограничивают потребление ресурсов примерно одинаково) или *асимметричной* (разное взаимное ограничение потребления ресурсов, т.е. один вид оказывает на другой большее влияние). Асимметричная конкуренция усиливается во времени и ведет к конкурентному исключению особей.

Несмотря на очевидность конкуренции между особями одного вида в популяции, ее уровень, как правило, видимо, все-таки ниже, чем при межвидовых отношениях. Исключением могут быть лишь особые комбинации видов (злаки и бобовые; рассматриваемые в разд. 7.2.2 растения-«няни» и их «подопеч-

ные»). Многочисленные эксперименты с посевами травосмесей и чистыми посевами многолетних трав показывают, что в чистых посевах в большинстве случаев растения развиты лучше, чем в смешанных. Этот феномен был гипертрофирован Т.Д.Лысенко и доведен до абсурда утверждением, что между особями внутри вида складываются отношения взаимопомощи, а антагонизм присущ только межвидовым отношениям.

В многовидовых сообществах пар «дуэлянтов» не образуется, и конкуренция имеет диффузный характер: много видов одновременно конкурируют за один или несколько факторов среды (такая ситуация напоминает переполненный автобус, в котором пассажиры толкают друг друга).

Тильман сформулировал представление о *главном комплексном градиенте конкуренции*, объединяющем обеспечение растений светом и почвенным питанием. На полюсах градиента растения конкурируют за один ресурс: в условиях богатых почв — за свет, а при высокой обеспеченности светом — за ЭМП. В центральной части градиента растения конкурируют и за то, и за другое. С этой концепцией можно согласиться, если добавить к градиенту обеднения почвенных условий дополнительную, «нулевую» ступень, где конкуренции вообще нет (рис. 4).



Рис. 4. Основной комплексный градиент конкуренции (по Tilman, 1988)

Конкуренцию видов легче всего изучать, экспериментируя в «микросмосмах» (вегетационных сосудах, водных культурах, чашках Петри) или на полевых делянках, где в разном соотношении в смесях или в чистом виде высеваются (высаживаются) разные виды. Такие эксперименты позволяют ранжировать виды по их конкурентной способности (агрессивности), однако

их ценность относительна. С одной стороны, оценка поведения вида в «микросмосме» может не подтвердиться при наблюдениях за его поведением в естественных условиях, где и набор факторов среды, и комплекс биотических влияний посредников оказывается более сложным (Timoney et al., 1993). С другой стороны, любой построенный «ряд агрессивности» будет отражать конкурентную мощь видов лишь в конкретных условиях среды (Keddy, Shiplay, 1989; Herben, Krahulec, 1991; Работнов, 1998), а при их изменении произойдет неизбежная инверсия последовательности.

4.1.2. Экологическая ниша

Понятие экологической ниши — краеугольный камень в фундаменте теории современной экологии. И как ни парадоксально, его сложность является причиной отсутствия точного определения.

Э.Пианка (1981) пишет о том, что если бы можно было дать точное определение ниши, то экологию можно было бы считать наукой о нишах. О сложности и запутанности проблемы ниши говорит и П.Джиллер (1988). Р.Макинтош (McIntosh, 1974), подводя двадцатипятилетние итоги развития экологии растений в США (1947–1972), посвятил концепции экологической ниши специальный раздел и включил в него стишок, который придумали студенты Корнельского университета. Вот он (в переводе авторов):

Когда я слушаю лекции о нише,
Мне все ясно.
Когда я иду ее в поле —
Получается ляпус.

Стишок достаточно точно передает двойственный характер концепции — общетеоретическую значимость для понимания экологии и в то же время ее абстрактный характер, который не дает возможности экологу конкретно определить параметры ниши в природе.

Ю.Одум (1986) сравнил экологическую нишу с «профессией вида в экосистеме». Если рассматривать экосистему как совокупность организмов и условий среды, в результате взаимодействия которых образуется органическое вещество, то «профессия» каждого вида будет определяться тем, из какого материала, в какое время, на какой территории и какое органическое вещество он производит.

Особенности экологических ниш растений

Понятие ниши пришло в НОР из зоологии, где оно было развито Дж.Гринелом и Ч.Элтоном (Grinnell, 1904; Elton, 1927; цит. по: Гиляров, 1990), Г.Хатчинсоном (Hutchinson, 1978), П. Джиллером

(1988), А.М.Гиляровым (1978, 1990) и др. Ниша – это отношение организма к большому числу факторов, что дало основание Г.Хатчинсону говорить о ней как о многомерном явлении.

Понимание ниши применительно к животным достаточно простое, так как различия положения разных видов в экосистеме очевидны: разные животные питаются разной пищей и занимают разные территории. У растений – один тип пищи: водный раствор ЭМП, углекислый газ и солнечный свет. Поэтому до начала 60-х годов понятие экологической ниши применительно к растениям не использовалось, хотя, как отмечалось, принцип экологической индивидуальности видов был известен с конца прошлого столетия. Однако постепенно оно стало обычным для НОР, так как одинаковые ресурсы разные виды растений используют по-разному. Д.Тильман даже пишет о том, что у каждого растения «свой тип фуражирования».

Рассмотрим те свойства растений и экологические факторы, которые позволяют растениям проявлять различия своих «профессий» в сообществе и экосистеме.

Разный тип распределения корневых систем. В пустыне Го-би мы наблюдали сообщества из *Phragmites australis* и *Naloxylon ammodendron*. Первый вид – гигрофит-фреатофит, который связан с грунтовыми водами на глубине 8–10 м, второй – типичное пустынное дерево с приповерхностным укоренением в сухих горизонтах почвы. В.Г.Онипченко (Онипченко, 1994; Онипченко, 1995) описал сообщества пустошей в высокогорьях Кавказа, где самый верхний слой почвы занимают лишайники, использующие атмосферные осадки как источник воды и ЭМП, а в более глубоком горизонте расположена густая сплошная «сетка» из корней злаков.

Разное время вегетации. В период цветения и плодоношения растениям требуется больше ресурсов, и цветение в разное время снижает конкуренцию.

Разная требовательность к свету. В лесу одни виды приурочены к затененным местам (*Asarum europaicum*, *Paris quadrifolia*), а другие – к светлым прогалинам (*Dactylis glomerata*). Виды подлеска (*Sorbus aucuparia*, *Corylus avellana*, *Euponymus verrucosa*) довольствуются меньшим количеством света, чем виды высокого древесного яруса.

Разная требовательность к ЭМП. Например, бобовые могут практически не получать азота из почвы, так как в их корнях живут азотфиксирующие бактерии, снабжающие их азотом.

Растения различаются также по *взаимоотношениям с насекомыми-опылителями, микоризообразующими грибами, фитофагами и по отношению к другим факторам*, которые опре-

деляют состав фитоценоза. Это подчеркивает в своем определении ниши Б.Небел, для которого экологическая ниша – «совокупность связей организма с биотическими и абиотическими факторами среды обитания» (1993, С. 256).

Все это дает нам основание для следующего определения: *экологическая ниша вида* – это его место в сообществе, т.е. совокупность занимаемого им пространства, потребностей в ресурсах, временного ритма «работы по профессии».

Фундаментальная и реализованная ниши

Важный элемент теории современной НОР – различение фундаментальных и реализованных ниш.

Фундаментальной считается та ниша, которую может занять популяция взрослых растений при отсутствии конкуренции, а *реализованной* – та часть фундаментальной ниши, которую занимает популяция при наличии конкуренции с прочими видами.

Фундаментальные ниши очень широкие: в ботанических садах при отсутствии конкуренции успешно выращиваются растения из разных районов земного шара. Но они нуждаются в защите от более конкурентоспособных в данных условиях видов местной флоры.

Т.А.Работнов (1998) назвал опыты по удобрению естественных луговых фитоценозов и искусственных чистых посевов тех видов, которые слагают эти фитоценозы, классическими примерами, показывающими различия фундаментальной и реализованной ниш. Число таких экспериментов достаточно велико. Он указал как наиболее важные опыты Ротамстедской станции (Англия, Lawes et al., 1883), Ф.Штеблера и К.Шретера (Швейцария, Stebler, Schreter, 1889), Х.Элленберга (ФРГ, Ellenberg, 1954).

При внесении минеральных удобрений на луга лесной зоны, которые сформировались после расчистки леса на бедных подзолистых почвах, из травостоя выпадают типичные для таких лугов полевица тонкая (*Agrostis tenuis*) и душистый колосок (*Anthoxanthum odoratum*) и разрастаются *Dactylis glomerata* и *Elytrigia repens*, бывшие ранее второстепенными видами с небольшой долей количественного участия в травостое. Однако и полевица тонкая, и душистый колосок в искусственном чистом посеве положительно реагируют на внесенные удобрения – их урожайность увеличивается в 2–4 раза. Аналогичные данные были получены и при анализе результатов действия минеральных удобрений исследователями из России (Зайкова, 1980; «Реакция суходольного луга...», 1987).

Причины этого феномена заключаются в том, что при отсутствии конкуренции виды, характерные для бедных лесных

почв, хорошо растут в условиях высокой обеспеченности ЭМП, а при наличии конкуренции они вытесняются злаками богатых почв. Иными словами, их фундаментальная ниша охватывает и бедные, и богатые почвы, а реализованная – только бедные, на которых они благодаря биологическим и экологическим особенностям оказываются сильными конкурентами.

Аналогично степные злаки – ковыли (*p. Stipa*) и типчаки (*Festuca valesiaca* и др.) – в чистом посеве при поливе дают больший урожай, чем на сухом степном черноземе (опыты А.В.Прозоровского, 1940; см. Работнов, 1998). Их реализованная ниша охватывает условия засушливой степной зоны, где выжить им помогает мощная корневая система, узкие листья, опушение и другие приспособления для экономного расходования воды. При отсутствии конкуренции степные злаки хорошо растут при обильном увлажнении; в природе в таких условиях они не встречаются, так как не выдерживают конкуренции с приспособленными к этому режиму увлажнения луговыми видами.

Интересный пример, иллюстрирующий различия фундаментальных и реализованных ниш в высокогорной растительности Кавказа, приводят А.В.Сеннов и В.Г.Онищенко (Sennov, Onischenko, 1994). Растения, обитающие в экстремальных условиях лишайниковых пустошей и снежников (вегетационный период у этих сообществ ограничивается двумя месяцами), при пересадке в более благоприятные условия альпийских лугов и защите от конкуренции резко увеличивали свои размеры, так как их фундаментальная ниша охватывает и благоприятные условия. В экстремальных условиях лежит их реализованная ниша, в которую они из более благоприятных экотопов «выдавываются» конкурентами. Именно различиями фундаментальных и реализованных ниш объясняется наличие в природе включенных ниш и полимодальных распределений видов вдоль градиентов экологических факторов.

В большинстве случаев распределение вида по каждому градиенту (т.е. по каждой оси) гиперпространства ниш при отсутствии конкуренции имеет колоколовидную форму (рис. 5а): один максимум в наиболее благоприятных условиях и два пессимума – на обоих концах кривой, плавно приближающихся к нулевому значению обилия (покрытия, веса или плотности). Если же на части оси расположен более сильный конкурент (Б) с включенной нишей, то вид А может быть вытеснен из самых благоприятных для него местообитаний в менее благоприятные (рис. 5б). Подобные полимодальные распределения, возникающие в результате оттеснения конкурентно более слабых видов к

периферии их фундаментальных ниш, являются следствием ценотического механизма, описываемого центробежной моделью организации растительности (Keddy, 1992; Wischeu, Keddy, 1992).

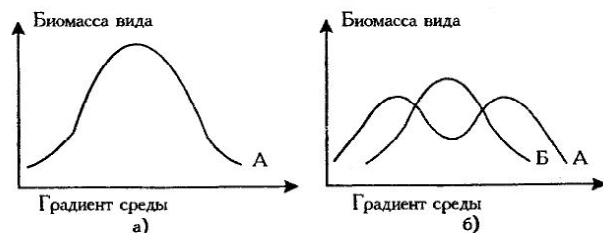


Рис. 5. Формирование бимодального распределения вида на градиенте среды при появлении сильного конкурента

Регенерационные ниши

Под *регенерационной нишей* (Grubb, 1985) понимается набор условий, позволяющих войти в фитоценоз новому виду. Например, регенерационная ниша тополей и ив включает свежие влажные отложения аллювия вдоль берега реки. Если на аллювии сформируется травяной покров, то легкие семена этих растений не смогут достигнуть почвы и прорасти. Размер семян определяет характер регенерационной ниши в тропических лесах (Lusk, 1995): крупносеменные виды приживаются на минеральной почве, а мелкосеменные – на разложившейся древесине.

Исследования факторов сосуществования и формирования высокого биологического разнообразия (см. § 8.1) в травяных сообществах шведских и эстонских альваров (лугов на известковых породах), а также аналогичные исследования субальпийских лугов Карпат (van der Maarel, Sykes, 1993; Kull, Zobel, 1991, 1994; Herben et al., 1993a,b, 1994) показали, что регенерационная ниша для луговых видов может иметь ничтожно малые размеры. Для проростков видов соседство со взрослыми растениями благоприятнее оголенного участка почвы при нарушениях (в этом проявляется эффект растений-«нянь», см. разд. 7.2.2). Таким образом, регенерационные ниши разных видов различны и их изучение помогает объяснить закономерности сосуществования видов в сообществах.

В итоге именно регенерационные ниши организует человек, проводя обработку почвы перед посевом культурных растений. Чтобы обогатить состав естественного луга ценными кормовыми злаками и бобовыми, также создают регенерационную нишу

путем дискования дернины, при котором образуются участки поверхности, лишенные растений. Внедренные виды после развития их популяций выдерживают конкуренцию с имевшимися в травостое видами.

4.2. Системы ЭФС

Как уже отмечалось, термин «стратегия» первоначально возник в экологии животных в 50-е годы и лишь в 70-е годы перекочевал в экологию растений. Однако, как это часто бывает в науке, изучение содержания этого понятия намного опередило появление термина.

4.2.1. Система Маклюода – Пианки

Первым исследователем стратегий растений, видимо, был Дж.Маклюод (McLeod, 1884, по Hermy, Stierpaege, 1985), который разделил их по способу выживания на пролетариев и капиталистов. Разумеется, столь экстравагантные названия для типов были данью моде (именно в этот период в Европу пришел марксизм), тем не менее аналогии Маклюода весьма удачны.

Растения-капиталисты затрачивают основную энергию на поддержание взрослых особей, накапливая к зиме фитомассу многолетних тканей – древесных стволов и ветвей, корневищ, клубней, луковиц и пр. *Растения-пролетарии*, напротив, зимуют в стадии семян, т.е. без капитала, так как при этом типе стратегии энергия затрачивается на размножение.

Спустя восемь десятилетий, П.Макартур и Е.Уилсон (MacArthur, Wilson, 1967) заново открыли типы стратегий Маклюода, описав их как результат двух типов отбора видов: г- и К-отбора. Позднее представления об этих типах отбора подробно разработал Э.Пианка (1981): *г-отбор* – это эволюция организмов в направлении увеличения затрат на размножение, а *К-отбор* – на поддержание жизни взрослого организма.

Несмотря на то, что стратегии г- и К-отбора были разработаны для животных, они в целом соответствовали стратегиям растений – «пролетариям» и «капиталистам». Э.Пианка (1981) подчеркнул, что «мир раскрашен не только в черное и белое» – в природе преобладают организмы с переходными типами стратегий (между г- и К-отборами). Это дает основание называть одномерную классификацию стратегий по вкладу энергии в репродуктивное усилие «системой Маклюода – Пианки» (Миркин и др., 1989).

«Пролетарии» – это однолетники, которые образуют большое количество семян и выживают за счет того, что всегда ка-

кая-то их часть попадает в благоприятные условия. «Капиталисты», тратя меньше сил на репродуктивное усилие, выживают благодаря наличию зимующих (переннующих) органов с запасом органических веществ, позволяющих пережить неблагоприятные условия. К ним относятся многолетники, которые многократно дают потомство. Растения с переходным типом стратегии, например многолетние луговые травы, характеризуются достаточно высокой плодородностью и умеренной долей зимующих органов.

4.2.2. Система Раменского – Грайма

Второй вариант типов стратегий отражает не только возможности выживания при разных затратах энергии на репродуктивное усилие (размер этого усилия коррелирует со степенью нарушенности местообитания), но и адаптации растений к условиям разной степени благоприятности.

Л.Г.Раменский (1938) разделил все виды на три ценобиотических типа (в это время термин «стратегия» еще не вошел в обиход экологов): виолентов, пациентов и эксплерентов. Эти ценобиотические типы он определил следующим образом.

Виоленты («львы») – это «...конкурентно мощные растения, энергично развиваясь, они захватывают территорию и удерживают ее за собой, подавляя, заглушая соперников энергией жизнедеятельности и полнотой использования среды» (с. 379).

Пациенты («верблюды») «в борьбе за существование... берут не энергией жизнеспособности и роста, а своей выносливостью к крайне суровым условиям, постоянным или временным» (с. 379).

Эксплеренты («шакалы») «имеют очень низкую конкурентную мощь, но зато способны очень быстро захватывать освобождающиеся территории, заполняя промежутки между более сильными растениями; так же легко они вытесняются последними» (с. 380).

Система Раменского осталась незамеченной даже в России, так как в отечественной фитоценологии в это время господствовали представления В.Н.Сукачева о фитоценопитах (эдификаторах и ассектаторах). За рубежом о ней просто не знали.

На долю Дж.Грайма (Grime, 1979; Grime et al., 1988), открывшего те же стратегии, но гораздо позже, напротив, выпал грандиозный успех, сделавший его одним из наиболее цитируемых ботаников. Грайм повторил концепцию Раменского, что называется, «один к одному». Однако Раменский посвятил ценобиотическим типам всего несколько страниц, а Грайм сделал их предметом детального обсуждения в двух цитированных монографиях. Поэтому эту систему ЭФС следует называть системой Раменского – Грайма (Миркин и др., 1989).

Характеристика первичных типов стратегий

В отличие от системы стратегий Маклиода – Пианки, система Раменского – Грайма двумерна, и предложенные ими типы стратегий отражают отношение растений к двум факторам: благоприятности условий местообитания и нарушениям. На рис. 6 эта система типов стратегий показана в виде так называемого «треугольника Грайма». Буквы в углах треугольника обозначают три первичных типа стратегии, сочетания из двух и трех букв – переходные (вторичные) типы. Вслед за Т.А. Работновым мы используем приоритетные названия типов, которые дал Раменский. Помимо приоритетности эти термины еще и более точные, так как, например, «конкуренты» Грайма находятся вне конкуренции.

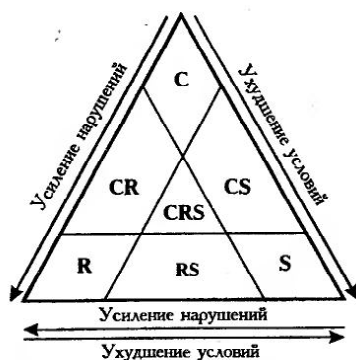


Рис. 6. Треугольник Грайма: C, R, S – первичные типы стратегий; CR, CS, RS, CRS – переходные (вторичные) типы стратегий

Содержание первичных типов стратегий сводится к следующему.

C (от англ. competitor – конкурент) – *виолент*, силовик, «лев». Это мощные растения, чаще деревья, кустарники или высокие травы (например, *Phalaroides arundinacea* в приустьевой пойме рек умеренной полосы или *Phragmites australis* в дельтах южных рек полупустынной и пустынной зон), которые произрастают в благоприятных условиях (полное обеспечение водой, ЭМП, теплый климат) при отсутствии нарушений. Они имеют распростертую крону (или корневища, как у канареечника и тростника), за счет которой держат под контролем условия

среды и полностью (или почти полностью) используют обильные ресурсы таких местообитаний.

Виоленты всегда абсолютно доминируют в фитоценозах, примесь других видов незначительна. Пример типичного виолента – бук (р. *Fagus*). В буковых лесах под пологом деревьев сумрачно и почти нет трав и кустарников (такие леса называют мертвопокровными). В зарослях тростника в дельте Волги биомасса доминанта составляет 99%, другие виды встречаются единично. У виолентов реализованная и фундаментальная ниши совпадают, так как эти растения настолько сильны, что всегда выходят победителями при конкуренции с другими претендентами на это экологическое пространство.

Виоленты могут процветать только при наличии значительных ресурсов ЭМП, воды и света. Эту особенность хорошо проиллюстрировали опыты с высевом канареечника (*Phalaroides arundinacea*) при разном уровне обеспечения ЭМП (Турубанова, Миркин, 1988). При больших дозах минеральных удобрений проявлялась виолентность канареечника: он захватывал основную часть пространства ниш сообщества, и потому к шестому году жизни травостоя участие видов-спутников и их число были незначительными. На контрольном участке, где удобрения не вносились и почвы были бедны ЭМП, к шестому году жизни сообщества канареечник был практически вытеснен внедряющимися видами.

При ухудшении условий (просыхание почвы, засоление и т.д.) или нарушениях (рубка леса, высокие рекреационные нагрузки, пожары, воздействие техники и т.д.) «львы» растительного мира погибают, поскольку не приспособлены для выживания под воздействием этих факторов.

Чистый виолент – редкость, в природе чаще встречаются вторичные типы, переходные от виолента к другим типам стратегий.

S (от англ. stress-tolerant – устойчивый к стрессу) – *пациент*, выносливец, «верблюду». Эти разнообразные растения обитают в неблагоприятных условиях (засуха, засоление, дефицит света или ресурсов ЭМП, холодный климат и т.д.) и переживают стресс с помощью специальных адаптаций. Фитоценозы пациентов разомкнуты и состоят из небольшого числа видов. При этом каждый вид выживает по-своему, и конкуренции практически нет. Сообщества, по существу, представляют собой просто сумму популяций.

В некоторых фитоценозах пациенты сообитают с виолентами, занимая ниши под их густым пологом, например *Asarum europaicum* в широколиственном лесу или мхи в еловом лесу. Поэтому целесообразно подразделять пациенты на два подтипа – *экологически* и *фитоценологически* пациентов. Эктопи-

ческие пациенты приспособлены к жизни в исходно бедных для растений местообитаниях с постоянным абиотическим стрессом (например, растения пустынь), а фитоценологические – в исходно благоприятных для растений местообитаниях, где условия стресса создаются виолентами (например, уже упомянутый *Asagum eugoraеum* под сомкнутым пологом деревьев, виды рода *Oxycoccus* на сфагновых болотах).

R (от лат. *ruderalis* – сорный) – *эксплерент*, рудерал, «шалкал». Эти растения замещают виоленты при сильных нарушениях местообитаний или используют ресурсы в стабильных местообитаниях, но в период, когда они оказываются невостребованными доминантами. Большинство эксплерентов – однолетники (реже – малолетники) с высоким репродуктивным усилием (т.е. «пролетарии» по терминологии Маклиода). Они способны формировать банк семян в почве (например, виды родов *Artemisia*, *Chenopodium*, *Atriplex*) или имеют приспособления для распространения плодов и семян (например, летучки у видов родов *Taraxacum*, *Cirsium* или прицепки у *Lappula* и *Arctium*, плоды которых разносят животные и человек). Семена некоторых растений распространяются водой. К интенсивному семенному размножению нередко добавляется вегетативное, например корневищами и корневыми отпрысками у видов рода *Sonchus*.

Таким образом, рудералы первыми начинают восстанавливать растительность при нарушениях: семена одних видов уже имеются в почвенном банке, семена других быстро доставляются на место нарушения ветром или другими агентами. Эту важную для экосистем группу растений можно сравнить с «ремонтной бригадой» и «легкой кавалерией природы», которая, как живица на пораненном стволе сосны, заживает нанесенные природе раны.

К эксплерентам относятся и виды, которые периодически дают вспышки обилия в стабильных фитоценозах без нарушений. Это происходит в двух случаях:

1) при обильных ресурсах, когда временно ослаблено конкурентное влияние постоянно обитающих в сообществах ценологически сильных видов (весенние эфемероиды в лесах, которые развиваются до распускания листьев на деревьях);

2) при постоянно ослабленном режиме конкуренции и внезапно резко увеличивающемся количестве ресурса, который пациенты, постоянно присутствующие в сообществе, не могут освоить. В пустыне однолетники-эфемеры за короткий период вегетации после дождей покрывают поверхность почвы зеленым ковром. Конкуренции со стороны пустынных кустарников с разреженным пологом и глубокими корневыми системами они при этом не испытывают.

Такие растения-эксплеренты, которые постоянно присутствуют в фитоценозах в покоем состоянии и периодически

дают вспышки обилия, можно назвать *ложными эксплерентами* (в отличие от типичных «асоциальных» растений-«бродяг», которые являются настоящими эксплерентами).

В табл. 5 приведена сравнительная характеристика трех типов первичных стратегий растений системы Раменского – Грайма. Особенности популяций растений с разными стратегиями рассмотрены в § 5.6.

По И.Ю.Усманову (1989), затраты энергии у виолентов, пациентов и эксплерентов направлены соответственно на рост, поддержание и размножение, причем если затраты на рост и размножение малоспецифичны и эти задачи все растения решают более или менее одинаково, то механизмы противостояния стрессу также, естественно, будут специфичны при разных типах стрессов.

Таблица 5
Сравнительная характеристика типов стратегий растений на видовом уровне

Признак	Тип стратегии		
	виолент (С)	пациент (S)	эксплерент (R)
Абиотические условия среды	Благоприятные	Неблагоприятные	Благоприятные
Наличие нарушений	Нет	Нет	Есть
Уровень конкуренции растений	Высокий	Низкий	Высокий
Жизненная форма	Деревья, кустарники, реже травы мезоморфного облика с широким простиранием в пространстве, мощной корневой системой и большой листовой поверхностью	Небольшие растения, кустарнички, деревья, многолетние травы ксероморфного облика, однолетние и многолетние суккуленты, лишайники, мхи	Однолетние травы, реже многолетние травы с интенсивным вегетативным размножением
Тип реагирования на стресс	Морфологический	Физиолого-биохимический	Морфологический
Экологическая ниша	Широкая; по объему реализованная ниша близка к фундаментальной, дифференциация ниш выражена хорошо	Узкая; по объему реализованная ниша приближается к фундаментальной, дифференциация ниш не выражена	Широкая; по объему реализованная ниша много меньше фундаментальной, дифференциация ниш слабая

Вторичные стратегии

Первичные типы стратегий связаны множеством переходных типов, которые называются *вторичными стратегиями*. Видов с вторичными стратегиями больше, чем видов с первичными «чистыми» стратегиями, в особенности виолентов.

Примером вида, имеющего стратегию виолент-пациент (CS), является *Pinus sylvestris*, которая может формировать высокие древостои на бедных песчаных почвах, а также все виды рода *Picea*, которые произрастают в холодном климате на бедных кислых (но хорошо увлажненных) почвах.

Стратегию виолент-рудерал (CR) имеют такие виды, как *Alnus incana*, разрастающаяся на вырубках, и *Urtica dioica* – обычный доминант нарушенных сообществ, которые формируются на богатых азотом почвах.

Виды со стратегией рудерал-пациент (RS) можно наблюдать на вытоптанных площадках вокруг колодцев в пустынной зоне (например, виды из рода *Peganum*).

Вторичный тип стратегии CRS представляют все луговые растения, которые сочетают в своем поведении черты виолента, пациента и эксплорента, хотя и представленные в разном соотношении у разных видов. Например, у *Dactylis glomerata* больше признаков виолентности, у *Hordeum brevisubulatum* или *Puccinellia distans* – пациентности, а у *Elytrigia repens* – эксплорентности.

Пластичность стратегии

Многие виды обладают *пластичностью стратегии*, т.е. меняют свое поведение в разных экологических условиях. Например, *Quercus robur* в местообитаниях с оптимальными условиями – типичный виолент, а у южной границы ареала – пациент в кустарниковой форме. Пациентом на засоленных почвах является *Phragmites australis*, который в дельте рек имеет стратегию настоящего виолента. Японское искусство выращивания карликовых деревьев (бонсай) основано на превращении виолентов в пациенты. Природный бонсай создается из сосны на верховых болотах. На сфагновых кочках растут сосенки *Pinus sylvestris forma pumilis* Abolin, которые в возрасте 90–100 лет имеют высоту меньше метра, у них короткая хвоя, но возможно образование шишки, чаще всего одной за долгую жизнь.

Стратегии культурных и сорных растений

К эксплорентам относятся все культурные растения и полевые сорняки. Н.И.Вавилов считал, что культурные растения – выходцы из среднегорного пояса, где их предки произрастали на

осыпях. В этих условиях выживают лишь однолетние растения-эксплоренты, успевающие дать семена до следующего акта нарушения сообщества новой порцией осыпного материала. В дальнейшем искусственным отбором человек еще более повысил репродуктивный потенциал культурных растений и их эксплорентность (у сверхурожайных сортов пшеницы на формирование зерна расходуется до 60% продуктов фотосинтеза). Одновременно человек снизил их пациентность и виолентность, так как взял на себя функции защиты растений от конкуренции с сорными растениями, от насекомых, болезней и неблагоприятных условий.

Высокопродуктивные культурные растения – это некие «сверхэксплоренты», перекормленные неженки, для выращивания которых требуются очень большие затраты энергии (на обработку почвы, полив, удобрение, защиту от вредителей и т.д.). Направление селекции на повышение эксплорентности (продукционного потенциала) было особенно характерно для периода «зеленой революции», которая прошла в 60–70-х годах в странах тропического пояса и нанесла существенный ущерб состоянию окружающей среды.

В настоящее время направление селекции меняется, наметился переход от создания сортов-рекордсменов к сортам-труженикам. Такая селекция, называемая *адаптивной* (Жученко, 1988), ведет к восстановлению у культурных растений свойств пациентности и виолентности. Это позволяет выращивать новые сорта с меньшими затратами энергии, так как подобные растения могут переносить засуху, устойчивы к грибным болезням, отрастают при поедании части их листовой массы фитофагами, способны конкурировать с сорными растениями.

При селекции и размещении культурных растений особое внимание уделяется адаптивному потенциалу, т.е. их скрытой пациентности. Примером растения со скрытой пациентностью является севьянка рожь. Эта озимая и холодостойкая культура в годы засухи, когда пшеница практически не дает урожая, выручает земледельца, так как успевает пройти основные фазы онтогенеза за счет осенних и весенних осадков. При самой жесткой засухе в степной зоне за счет ржи можно получить умеренный урожай зерна.

По-иному складывались отношения сорных растений и человека, который стремился очистить от них поля. В итоге сорняки приобрели защитные свойства, позволяющие им конкурировать с культурными растениями. Они быстрее отрастают в весенний период и благодаря более развитым и глубоким корневым системам активнее усваивают воду и ЭМП.

Таким образом, если за 10 тысяч лет земледелия человек сделал культурные растения «перекормленными неженками», то сорные растения, наоборот, «закалялись» и приобрели адаптации, по-

звоящие им устойчиво сохраняться в посевах. Они формируют огромные банки семян, достигающие многих миллионов на одном гектаре поля (считается, что на одно выселяющее зерно пшеницы в почве содержится в среднем около 200 семян сорняков).

4.3. Фитоценоотипы

Заканчивая рассмотрение ЭФС растений, коснемся еще одной системы оценки разнокачественности растений – их роли в фитоценозе. Эта система фитоценологических типов – *фитоценоотипов* (ФТ) – благодаря В.Н.Сукачеву (1928) была достаточно популярной в российской НОР.

Сукачев выделял *эдификаторы*, т.е. обильные виды, которые формируют внутреннюю среду сообщества и в значительной мере определяют появление в нем других видов, играющих второстепенную роль и названных *ассектаторами*.

Среди эдификаторов различались автохтонные (т.е. природные) и дигрессивные (связанные с нарушениями), а среди ассектаторов – эдификаторофилы и эдификаторофобы. Впрочем, в дальнейшем такое разделение использовалось крайне редко, и последователи Сукачева выделяли обобщенные группы эдификаторов и ассектаторов. Переходные виды между эдификаторами и ассектаторами получили название *создификаторов*.

Система Сукачева была вполне приемлемой для лесных сообществ, так как в них деревья-доминанты затеняют растения напочвенного покрова и вызывают процессы выщелачивания почвы. Тем самым они во многом определяют состав видов трав, кустарничков и мхов. Однако эдификаторами стали называть более или менее обильные виды и при описании другой растительности – тундровой, луговой, степной, пустынной и даже пашенной, что было уже неправомерным.

Неуниверсальный характер систем ФТ обусловлен тем, что, во-первых, доминирование выражено не во всех типах сообществ и, во-вторых, далеко не всякий доминант существенно влияет на состав всех прочих видов сообщества, и поэтому не может быть назван эдификатором.

Система ЭФС Раменского – Грайма дает больше возможностей для анализа разнокачественности видов в сообществах, чем система ФТ.

ВЫВОДЫ

Типы поведения (ЭФС) растений – наиболее обобщенная характеристика отношения видов к комплексу абиотических и биотических факторов среды, объясняющая фитоценологический статус вида в различных сообществах и особенности формируемых им популяций.

Важнейший биотический фактор для растений – их взаимовлияние в процессе конкуренции, т.е. соревнование особей при потреблении ресурсов. Конкуренция может быть симметричной и асимметричной, но в условиях многовидовых растительных сообществ имеет диффузный характер: много видов одновременно конкурируют за одни и те же ресурсы.

Интенсивность конкуренции снижается за счет того, что разные виды растений занимают разные экологические ниши. Под экологической нишей понимается совокупность занимаемого видом пространства, потребностей в ресурсах и временных ритмов «работы по профессии». Различают фундаментальную, реализованную и регенерационную ниши. Разность объемов фундаментальной и реализованной ниш – важнейшая характеристика ЭФС растений.

Представления о типах поведения растений немного опередили появление термина «стратегия». Первая система ЭФС растений была предложена в 1884 г. Дж.Маклиодом, различавшим растения-пролетарии и растения-капиталисты. Спустя восемь десятилетий этот подход был вновь открыт П.Макартуром и Е.Уилсоном, которые сформулировали представления о г- и К-отборах (соответственно в направлении увеличения доли затрат на размножение и на поддержание жизнедеятельности взрослого организма).

А.Г.Раменский в 1935 г. и затем П.Грайм в 1979 г. независимо описали двумерную систему типов стратегий, которая отражает реакцию видов растений на уровень благоприятности условий среды и интенсивность нарушений. Три первичных типа стратегий, названных виолентами (С), пациентами (S) и эксплерентами (R), связаны переходными вторичными стратегиями. У видов имеется свойство пластичности стратегий, позволяющее им в зависимости от условий среды проявлять свойства виолентности или пациентности. Эта система – наиболее крупное достижение теории НОР на видовом уровне.

В российской НОР сохраняет популярность система фитоценологических типов – фитоценоотипов, которая в наиболее полном варианте была предложена В.Н.Сукачевым, различавшим эдификаторы (строители фитоценозов), ассектаторы (второстепенные виды) и создификаторы (переходная группа видов). Эта система не универсальна и применима к лесным и некоторым другим сообществам с четко выраженными доминантами, обладающими высоким средообразующим потенциалом. В других случаях выделение эдификаторов неправомерно и удобнее использовать систему ЭФС Раменского – Грайма, тем более что эдификаторы лесных сообществ соответствуют типу стратегии виолент.

Глава 5 ПОПУЛЯЦИИ РАСТЕНИЙ

Изучение популяций растений (ПР) весьма важно для современной НОР, так как в свойствах популяций проявляются генетический потенциал устойчивости вида в конкретном местообитании и влияние на него биотических факторов, в первую очередь, конкуренции. Параметры популяции в сообществе обу-

словлены взаимодействием ее биотического (генетического) потенциала и сопротивления среды, которая включает комплексы абиотических и биотических факторов.

5.1. Понятие фитоценотической популяции

В науке сложилось два понимания популяции – генетическое и экологическое.

Генетическая популяция – это совокупность особей одного вида, которые связаны отношениями панмиксии, т.е. обмена генами. У такой популяции, как говорят генетики, – «общий генетический пул» (пул – это синоним фонда). Генетические популяции называются также менделевскими. Хотя о закономерностях их формирования и динамики сказано много, но установить в природе генетическую популяцию практически невозможно. Поэтому в экологии используется другое, более удобное понимание популяции – локальное.

Локальная популяция – это совокупность особей одного вида в пределах однородного экотопа. Поскольку однородный экотоп занят одним фитоценозом, то границы локальных популяций совпадают с границами фитоценоза (о сложности установления границ фитоценоза см. в § 7.1). Такие локальные ПР называются *фитоценотическими* или *ценопопуляциями*. В дальнейшем под ПР будем понимать именно ценопопуляции.

Размер ценопопуляции зависит от размеров контура однородного экотопа и соответственно занимающего его фитоценоза. При сложном рельефе такие популяции могут иметь площадь в несколько квадратных метров, а на равнине (особенно в условиях лесной зоны, где влияние деревьев способно нивелировать мелкие различия условий среды) – тысячи квадратных метров.

Для описания ПР используется много признаков, главными из которых являются ее плотность (т.е. количество особей, приходящееся на единицу площади) и гетерогенность, т.е. наличие в составе ПР особей, различающихся по возрасту, жизненности (виталитету) и т.д.

5.2. Сравнение популяций растений и животных

Главное отличие ПР от популяций животных (табл. 6) заключается в том, что обладающие подвижностью животные могут более активно реагировать на складывающиеся условия внешней среды, избегая неблагоприятных стечений обстоятельств или рассредоточиваясь по территории для компенсации снижения запаса ресурса на единицу площади. Подвижность

облегчает им и защиту от хищников. Растения прикреплены к почве и потому вынуждены реагировать на меняющиеся биотические (хищники, паразиты, конкуренция с более сильным партнером) или абиотические (засуха, засоление и т.д.) условия за счет морфологических или физиолого-биохимических адаптивных реакций.

Таблица 6

Сравнительная характеристика популяций растений и животных (по Ю.А.Злобину, 1989 с изменениями)

Признак	Растения	Животные
Границы особей	Не всегда четко определены, и в качестве структурных элементов популяций выступают как генеты, так и рамы	Четко определены
Продолжительность периода роста	Как правило, не ограничена за счет меристем, сохраняющихся в течение всей жизни, что ведет к нарастанию биомассы популяции в течение жизни особей	Чаще всего ограничена (млекопитающие, насекомые). Рост завершается к фазе репродуктивной зрелости или раньше, что обеспечивает сравнительную стабильность биомассы популяции половозрелых особей
Модулярная структура	Выражена. Модулями являются побеги	Отсутствует
Вариация размеров особей одного возраста	Значительная	Незначительная
Факторы регулирования плотности	Рождаемость и смертность	Плотность популяции, кроме того, меняется во время миграции особей
Отношение к стрессу (неблагоприятным условиям среды)	Повышение устойчивости за счет онтогенетических адаптаций	Адаптации дополняются способностью к миграциям
Резервные группы	Имеются почвенные банки диаспор	Как правило, отсутствуют

5.3. Регулирование плотности и распределение ПР в пространстве

Дж.Харпер (Harper, 1973) сформулировал представления о двух полярных типах регулирования плотности ПР: зависимостью от смертности и пластичностью.

При регулировании плотности ПР *зависимостью от смертности* с возрастом число особей в популяции уменьшается и приходит к некому конечному значению, которое является итогом взаимодействия «сопротивления среды» и биологического потенциала вида. При регулировании плотности ПР за счет *пластичности* с увеличением числа особей уменьшается их размер (происходит их миниатюризация).

Регулирование пластичностью свойственно ПР малолетников (Марков, 1990), размер которых в зависимости от плотности может различаться в тысячи раз. Этот тип регуляции в особенности характерен для сорных и рудеральных растений, но наблюдается и в естественных сообществах, например у видов-однолетников злаковников Средиземноморья (Ресо, Espigares, 1994).

Кроме того, возможна экотопическая регуляция плотности ПР. У популяций пациентов в крайне неблагоприятных условиях, которые сдерживают рост и развитие растений, т.е. вызывают стресс (при сильном засолении, крайней сухости, сильном затенении и т.д.), фактором регулирования плотности может быть и сам абиотический стресс. Иными словами, плотность популяций будет зависеть именно от приспособленности вида к этим условиям (т.е. пациентности) и от степени неблагоприятности (сопротивления) среды.

Однако у большинства растений плотность популяций регулируется одновременно двумя или даже тремя характеристиками: зависимостью от смертности, пластичностью и сопротивлением среды. Иначе говоря, чем выше плотность ПР и ярче выражен стресс, тем мельче особи. Но это справедливо до определенного предела, что применительно к луговым злакам и пшенице было установлено Н.В.Пешковой (1987, 1998).

Общезвестны основные типы распределений – *случайное, регулярное, контактное* (пятнистое), однако не до конца понятен их биологический смысл. Для многих видов случайное распределение указывает на оптимальность условий: вид распределен по площади сообщества наиболее целесообразно, а отклонение от случайного – на неблагоприятность условий: вид вытесняется более сильными конкурентами в небольшие популяционные локусы-рефугиумы с ослабленным режимом фитоценологических отношений. Однако это положение не носит всеобщего

характера, так как есть виды (как правило, с клональным типом размножения, см. § 5.3), для которых пятнистость является как раз нормой, соответствующей оптимальным условиям.

5.4. Признаки ПР

При исследовании популяций растений используются те же признаки, что и при изучении отдельных индивидуумов, с той лишь разницей, что в этом случае по любому из признаков проводится статистическая оценка как простыми непараметрическими показателями – мода, медиана, квартили, так и статистическими – средним арифметическим, его ошибкой, дисперсией, коэффициентом асимметрии, эксцессом и т.д. Наконец, возможно описание эмпирического распределения нелинейной функцией или его аппроксимация какому-то теоретическому распределению (нормальному, Пуассона и т.д.).

Признаки ПР отражают ее возрастное состояние и уровень жизненного состояния особей через размер, морфологическую структуру, скорость роста, вклад в репродукцию каждого отдельного индивидуума. Эти признаки подразделяют на статические и динамические и далее – на метрические и аллометрические.

Статические признаки учитываются однократно, а *динамические* – многократно (хотя бы дважды) с определенным интервалом времени. *Метрические* показатели определяются путем измерения какого-то признака, а *аллометрические* – как частное от деления значений двух признаков.

Ю.А.Злобин (1996) считает главными параметрами оценки состояния вида на уровне ПР следующие:

- численность особей в ПР;
- запас фитомассы в ПР;
- размер популяционного поля;
- плотность ПР (понимается как число особей, приходящихся на единицу площади);
- структуру ПР, т.е. соотношение особей разного возраста, размера, жизненного состояния, пола, составляющих соответствующие (возрастные, размерные, виталитетные и т.п.) спектры ПР;
- тип размещения особей по популяционному полю (контактный, стохастический или регулярный).

5.5. Гетерогенность ПР

Разнообразие растений внутри ПР – наиболее важное свойство природных популяций, повышающее полноту использования ресурсов (у разных особей – различные микрониши) и их адаптированность к условиям растительного сообщества.

Вариация определяется как генетическими факторами (по геному различаются растения не только разных, но и одной ПР, которая в природе составляет смесь нескольких генетических вариантов вида – экотипов), так и фенотипическими, причем роль генома в формировании неоднородности особей популяции сравнительно невелика. При этом разнообразие моделируется воспроизведением свойств природных ПР искусственными аналогами в сельскохозяйственных экосистемах (Злобин, 1996).

5.5.1. Факторы гетерогенности ПР

Основными формами разнообразия особей внутри ПР Ю.А.Злобин считает:

возрастную, обусловленную разновозрастностью особей (календарной или возрастными состояниями);

генетическую, связанную с наличием в составе ПР генетически различных особей (экотипов);

размерную, связанную с наличием в составе ПР особей разного размера, что отражает различный уровень жизнеспособности.

При этом варьирование размера растений является самой важной компонентой неоднородности ПР. Злобин указывает следующие источники формирования гетерогенности ПР по размеру:

разница качества семян – всходы крупных семян лучше обеспечены стартовым количеством ЭМП и потому развиваются быстрее, что позволяет им быть более мощными конкурентами с первых этапов развития;

варьирование условий прорастания семян – благоприятность регенерационной ниши, которая зависит от микровариации почвы («лотереи») и от напряженности конкуренции. Мы уже отмечали, что во многих случаях оголенная поверхность почвы – не лучшая регенерационная ниша, и новые растения быстрее развиваются при наличии растений-«нянь», причем не только в классическом варианте с «нянями» для кактусов (см. разд. 7.2.2), но и в луговых травостоях (van der Maarel, Sykes, 1993). Видимо, для различных возобновляющихся видов благоприятными будут разные условия;

разница в темпах роста растений – важный соревновательный фактор, результирующий влияние первых двух факторов и также зависящий от генотипа растения, поскольку разные экотипы одной популяции могут различаться по скорости развития растений на первых этапах онтогенеза;

деятельность фитофагов – поражение всходов растений фитофагами во многом носит случайный характер, но возможны и более и менее «вкусные» экотипы, например с разным содержанием цианидов. В этом случае всходы менее «вкусного» экотипа будут иметь преимущества, так как быстрее сформируют фотосинтетическую поверхность, а следовательно, и лучше обеспечат протекание процессов роста и развития;

асимметричная конкуренция – результат влияния остальных факторов: лучше развитое растение будет выигрывать в конкуренции с менее развитым растением, и эта асимметрия отношений будет возрастать вплоть до полной элиминации более слабых особей в процессе конкурентного исключения.

5.5.2. Онтогенетическая тактика ПР

Для понимания природы разнокачественности особей ПР очень важно изучение онтогенетической тактики, т.е. направления изменения неоднородности ПР в процессе ее возрастных преобразований. Ю.А.Злобин (1989) предлагает четыре гипотетически возможных варианта онтогенетической тактики:

стабилизацию (уровень неоднородности сохраняется);

конвергенцию (уровень неоднородности снижается);

дивергенцию (уровень неоднородности повышается);

неопределенность (уровень неоднородности варьируется).

В природе, видимо, наиболее распространена дивергентная тактика, так как усиление внутривидового разнообразия, позволяя наиболее полно использовать ресурсы, обеспечивает максимум биологической продукции. Кроме того, у разных по размеру особей соцветия расположены на различной высоте, что ослабляет конкуренцию цветков за опылителей и, как указывает Злобин, растения разного размера могут различаться по феноритмике – зацветать в разное время, иметь разный период цветения. Такой вариант онтогенетической тактики, как основной для таежных ценозов, рассматривал С.А.Дыренков (1984), писавший о зависимости внутривидового разнообразия деревьев-доминантов и стабильности сообществ. Изменения веса и числа побегов у сеяных луговых многолетних трав выявили и уфимские фитоденологи («Опыт анализа сукцессий в травосмесях», 1987).

Однако известно немало данных и о распространении конвергентных моделей онтогенетической тактики, когда с возрастным размером особей ПР выравнивается (особенно у растений с эксплерентной ориентацией стратегии, формирующих оппортунистические ПР).

Для характеристики гетерогенности ПР сегодня используют два основных подхода: исследование возрастного спектра ПР (или, если невозможно изучить абсолютный возраст, спектра возрастных состояний) и анализ морфологической гетерогенности ПР, отражающей их виталитет.

5.5.3. Возрастной состав ПР

Как уже отмечалось, значительный вклад в изучение возрастного спектра ПР внесли московские ботаники, объединившиеся на платформе идей Т.А.Работнова и А.А.Уранова (А.Б.Заугольнова, О.В.Смирнова, Л.А.Жукова и др.). За годы их работы был накоплен огромный материал о возрастном составе ПР разных видов (включая и сеяные многолетние травы) и типов растительности в стабильных и нестабильных условиях, при различных вариантах сукцессий (включая влияние выпаса), разногодичных флуктуациях и т.д. В общей сложности было исследовано свыше 300 видов растений.

Представителями онтогенетического направления анализа ПР были разработаны специальные ключи для определения возрастного состояния растений, причем число различаемых состояний меняется от 5 до 11. В табл. 7 приведена классификация возрастных состояний растений, которая используется московскими демографами.

Таблица 7

Периодизация онтогенеза цветковых растений
(по Жуковой, 1987)

Период	Возрастное состояние растений	Условное обозначение
Латентный	Семена	sm
Виргинильный	Проростки	p
	Ювенильные	j
	Имматурные	im
Генеративный	Виргинильные	v
	Молодые генеративные	g ¹
	Средние генеративные	g ²
Сенильный	Старые генеративные	g ³
	Субсенильные	ss
	Сенильные	s
	Отмирающие	sc

По соотношению представителей разных возрастных групп растений Т.А.Работнов (1950) выделял три типа ПР (масштаба ценопопуляции): *инвазионные*, состоящие в основном из молодых растений; *нормальные*, в составе которых представлены все возрастные состояния и *регрессивные*, представленные в основном сенильными особями (табл. 8).

Таблица 8

Классификация ценопопуляций по спектру возрастного состава

Возрастное состояние особи	Ценопопуляция		
	инвазионная	нормальная	регрессивная
Ювенильное	+++	+	-
Генеративное	+	+++	+
Сенильное	-	+	+++

Кроме этих трех основных типов, которые очень удобны для оценки положения вида в сообществе и прогноза его дальнейшего поведения в ходе сукцессии, Т.А.Работнов выделил, как специальный, тип – *ложноинвазионные ценопопуляции*. Они образуются у тех видов растений, которые имеют в почве банк семян (см. § 5.4.) или вегетативных зачатков (корневища, клубни, луковицы). Обычно эти растения находятся в состоянии покоя и отсутствуют в составе травостоя. Если на семена действует фактор, способный вывести какую-то часть из такого состояния, то происходит массовое развитие растений, и ПР может стать преобладающей в сообществе, т.е. доминантом.

Прорастание способно стимулировать нарушение целостности верхнего слоя почвы. При этом в ней увеличивается количество воздуха, а аэробные микроорганизмы переводят аммонийные формы азота в нитратные. Повышение концентрации нитратов в почвенном растворе вызывает прорастание семян и почек на вегетативных органах у растений нитрофильной ориентации, к числу которых относятся многие эксплеренты. Именно поэтому в луговых сообществах при нарушениях развиваются ложноинвазионные ПР рудеральных видов. Эти же виды могут появиться и в лесу, на месте вывороченного ветром старого дерева. Ложноинвазионные ПР играют в сообществах важную роль, так как со вспышек обилия рудералов начинается процесс их восстановления.

5.5.4. Виталитет ПР

Виталитет – это жизненность (степень процветания или угнетения) организма. Глазомерные оценки его на уровне особей и ценопопуляций обычны даже для маршрутного изучения

растительности. В частности, при геоботаническом описании растительного сообщества часто отмечаются нормально развитые и угнетенные особи (малого размера, нецветущие). Балльную оценку виталитета растений используют и московские демографы, однако строгую количественную схему оценки виталитета ПР на основе оценок виталитетов входящих в ее состав особей предложил Ю.А.Злобин. Он разработал два варианта оценки виталитета: *одномерный* (по одному из признаков) и *многомерный*. Злобин отмечает, что в первом случае наиболее приемлемым показателем является вес особи. Во втором случае каждая особь, включенная в выборку для характеристики ПР, оценивается по множеству признаков, а далее в ходе факторного анализа устанавливается направление максимального варьирования этого признакового пространства и выбираются ключевые признаки, которые наиболее точно индицируют виталитет особи.

Мы ограничимся рассмотрением первого варианта. Логика и методика определения виталитета этим способом предельно просты. Выбрав признак, который отражает виталитет (вес растения, число побегов, высота и т.п.), получают выборку из 25–50 результатов измерений растений, которую ранжируют от минимума к максимуму и делят на три части – крупные, промежуточные и мелкие особи, соответственно обозначаемые буквами а, б и с. При этом первоначально выделяют границы для особей промежуточного класса виталитета. Они определяются как лежащие между значениями *среднеарифметического* и *ошибки его выборочности*: $\bar{x} + S_{\bar{x}}$ и $\bar{x} - S_{\bar{x}}$ (поскольку значение $S_{\bar{x}}$ зависит от объема выборки, то, видимо, лучше использовать более простой вариант: разделить вариационный ряд на три равные части). По соотношению участия в ПР этих групп особей разного виталитета оценивается виталитет ПР.

Процветающие ПР характеризуются преобладанием особей первого (а) класса виталитета. Критическое условие их выделения: $Q = (a + b)/2 > c$.

Равновесные ПР характеризуются равенством встречаемости особей виталитетных классов а, б и с: $Q = (a + b)/2 = c$.

Депрессивные ПР характеризуются преобладанием особей третьего (с) класса виталитета. Критическое условие их выделения: $Q = (a + b)/2 < c$.

Достоверность выявляемых закономерностей распределения особей по виталитетным группам оценивается тестом хи-квадрат: за теоретически ожидаемые значения нулевой гипотезы (отсутствие дифференциации растений) выбирается ситуация с равной представленностью особей всех трех групп (т.е. с относительными частотами 0,33).

Иными словами, чем больше доля крупных и средних по размеру особей, тем выше виталитет ПР. Этот несложный способ оценки ПР (особенно по сравнению с оценкой ее возрастного спектра, когда нередко приходится вести раскопку растений) очень информативен и часто используется для оценки ПР разных видов в различных типах сообществ.

Морфологическая неоднородность ПР может быть описана широким спектром методов статистики (весьма информативны коэффициент асимметрии, эксцесс, дисперсия).

5.5.5. Другие формы гетерогенности ПР

Для двудомных растений возможно изучение *полового состава* ПР. Ю.А.Злобин (1996) подчеркивает, что у мужских особей диапазон варьирования признаков обычно шире, чем у женских, что в целом соответствует сформировавшемуся представлению о неравноценности полов в ходе эволюции: мужские особи более пластичны. У древесных видов, как правило, соотношение мужских и женских особей составляет 1:1 (Gibson, Menges, 1994), однако при неблагоприятных условиях доля мужских особей может возрастать (Falinski, 1980). С.Н.Шереметьев (1983) считает, что разделение полов способствует дифференциации экологических ниш и более полному использованию экологических ресурсов.

В последние годы с внедрением эффективного метода анализа генетической неоднородности ПР (гель-электрофореза) появилась возможность оценивать генетическую неоднородность разных локальных ПР одного вида и разных видов.

5.6. Банки диаспор и проростков

Когорты семян и проростков (квасисенильные особи, в понимании Т.А.Работнова) – это резерв восстановления плотности популяции, который остается незадействованным при отсутствии нарушений.

Особо активно изучаются когорты покоящихся семян, которые формируют банки, являющиеся важнейшими составляющими жизненной стратегии рудеральных видов. Для виолентов и пациентов банки семян не характерны.

Сходство состава банков семян и сообщества варьируется в широких пределах и тем ниже, чем выше доля видов, представляющих первичные типы стратегии пациентов и виолентов или вторичные типы с доминированием этих свойств пациентности и виолентности. Этот вывод был проверен в самых разных типах сообществ злаковников (McDonald et al., 1996; Bakker et al., 1996),

соленых маршей (Ungar, Woodell, 1993), сухих тропических лесов (Skoglund, 1992), дождевых тропических лесов (Russell-Smith, Lucas, 1994), травяных болот (Wisheu, Keddy, 1991), пустошей (Menev et al., 1994) и лишайниковых пустошей альпийского пояса (Semenova, Opirchenko, 1994). Естественно, что соответствие состава банка семян и сообщества падает в ходе сукцессий (Kiirikki, 1993), когда на смену эксплерентам приходят виды со свойствами С- и S-стратегов, которые не формируют банков семян.

Отсутствием банков семян у подавляющего большинства видов послесельных и субальпийских лугов объясняется сложность восстановления видового состава этих лугов после длительного применения удобрений. Выше уже отмечалось, что этот фактор обедняет видовое богатство сообществ из-за «выдавливания» ценотически слабых видов патиентной ориентации нитрофильными доминантами. В основном процесс восстановления происходит за счет «семенного дождя» извне, т.е. со смежных участков, куда семена могут доставляться ветром, водой, животными.

Наряду с банками семян возможны банки диаспор споровых растений. У бриофитов банки диаспор включают споры и органы вегетативного размножения (Jonsson, 1993), у папоротникообразных – споры и гаметофиты. У многих видов папоротников споры могут сохранять способность к прорастанию десятки лет, поэтому банки спор и гаметофитов достигают десятков тысяч или даже миллионов единиц на один квадратный метр (Milberg, 1991).

Важным элементом стратегии виолентов являются банки проростков. В отечественной литературе по лесоводству проростки (угнетенные ювенильные особи) называют «торчками» (они особенно характерны для дуба). Торчки могут жить до 3–5 лет. Если не произойдет нарушения древостоя и не высвободится ниша, то они оказываются невостребованными и погибают, замещаясь новыми. В тех случаях, когда в составе древостоя постоянные виолентные виды (дриады) сосуществуют с временными «ремонтными» эксплерентными видами (номадами, см. разд. 8.2.2), проростки более характерны для дриад (Gerhardt, 1993; Gerhardt, Hüttenborn, 1992; Lusk, 1995), а семенные банки – для номад, хотя для древесных видов время пребывания семян в банке может быть очень непродолжительным – от нескольких месяцев до нескольких лет. У настоящих рудералов семена при захоронении сохраняют всхожесть сотни лет.

5.7. Популяции клональных растений

Особую группу, достаточно важную для многих типов сообществ (особенно лугов, степей, саванн), представляют вегетативно размножающиеся *клональные растения*. У этих растений

основную роль при захвате и удерживании пространства (как физического, так и ниш) играют не особи семенного происхождения (генеты), а в большей или меньшей степени автономные от материнского растения вегетативные побеги – *раметы*.

Клоновость позволяет избежать стерильности у гибридов, ее роль возрастает при движении вдоль градиента «юг – север» (Krahulec, 1994). Клональные растения играют важную роль в сукцессиях растительности, так как вегетативное размножение позволяет им дольше удерживаться в составе сукцессионных фаз при общем изменении флористического состава (Prach, Rysek, 1994). Виды, сочетающие семенное и вегетативное размножение, имеют более обширные ареалы (Fitter, Peat, 1994).

Способность к вегетативному размножению и разнообразие способов его реализации (за счет разного положения в пространстве, разной длины и разной динамики нарастания вегетативных побегов, перемещающих почки возобновления и называемых спейсерами) – один из важных факторов сосуществования видов в сообществах (Herben et al., 1984).

Несмотря на разную степень автономности (включая и очень низкую, как у побегов плотнокустовых дерновинных злаков), раметы связаны отношениями, близкими к конкуренции, причем по мере улучшения условий для развития клона число раметов и дифференциация их по размерам возрастают (Makita, 1996). Соотношение чисел раметов и генетов (число раметов, приходящихся на один генет) – очень тонкий показатель состояния ПР. При проведении опытов с посевами многолетних трав (Миркин, Горская, 1989) было отмечено, что в жизни многолетнего злака можно различить три периода:

инициальный, когда биомасса формируется за счет достаточно большого числа небольших по размерам генетов и процесс самоизреживания ослаблен;

равновесный, когда рост числа раметов у каждого генета компенсирует сокращение числа генетов, происходящее в результате самоизреживания;

стафения, когда на фоне продолжающегося снижения числа генетов процесс образования раметов также затухает.

Вегетативное размножение широко распространено среди кустарников, поскольку повышает их устойчивость к пожарам (Lloret, Zedler, 1991), и в сообществах с подвижными субстратами, таких как приморские пляжи и дюны (Jónsdóttir, 1991). Описаны случаи инвазии клонального бамбука *Phyllostachys pubescens* в японские широколиственные леса, причем в силу высокой агрессивности (сочетание стратегий С и R) бамбук вызывал

полное усыхание древостоя, образованного древесными видами, размножающимися семенным путем (Okutomi et al., 1996).

Элементом стратегии клональных растений является *банк вегетативных зачатков* (почек на корневищах, клубнях, луковицах и т.д.).

5.8. Различия ПР видов с разными типами стратегий

Рассматривая типы стратегий растений, мы подчеркивали, что в зависимости от стратегии виды отличаются типом регулирования плотности популяций, значимостью когорты резервного фонда – семян и проростков, способностью к вегетативному размножению. Для более полного представления о влиянии типа стратегии на характер ПР более полными, сравним популяции видов с разными типами стратегий, как в разд. 4.2.2 (табл. 9).

Таблица 9
Различия популяций растений с разными ЭФС

Признак	Тип стратегии		
	Виолент (С)	Пациент (S)	Эксплерент (R)
Способ регуляции плотности популяции	Зависимость от смертности	Зависимость от абиотического стресса	Пластичность популяции
Тип возрастного состава популяции	Нормальный (реже инвазионный или регрессивный)	Нормальный (реже инвазионный или регрессивный)	Инвазионный
Наличие банка семян	Нет	Нет	Есть
Наличие банка проростков	Есть	Нет	Нет
Роль вегетативного размножения (клональности)	Высокая	Низкая	Только у многолетников

5.9. Популяции споровых растений

У папоротникообразных растений гаметофит и спорофит – независимые организмы, что делает изучение их популяций более сложным по сравнению с популяциями семенных растений. Литовский ботаник И.Науялис (Naujalis, 1995), в частности, установил, что заростки хвощей и папоротников имеют стратегию эксплерентов и в определении их численности главенству-

ет сопротивление среды, преодолеть которое заросткам с крайне низким биотическим потенциалом удастся далеко не всегда. Их стратегия – ожидание, а поскольку длительность жизни спор, способных прорасти, ограничена (поэтому банки жизнеспособных спор возможны только в том случае, если они постоянно пополняются), то и плотность ПР гаметофитов невелика. Она не идет в сравнение с астрономическим количеством спор, которое продуцируют спорофиты.

У плаунов заростки остаются эксплерентами только на первых стадиях развития, а затем они проявляют стратегию пациентов. Однако плата за пациентную стадию очень велика: если для развития заростков хвощей достаточно несколько месяцев, папоротников – двух-четырёх лет, то время жизни заростка плауна может достигать двух десятилетий.

Когорты заростков имеют достаточно сложную структуру, особенно у папоротников. Среди них различают ювенильные, мужские, женские, двуполые, старые стерильные заростки и т.д. Спорофиты образуются в основном на двуполых заростках. Популяционный поток при такой структуре когорты гаметофитов поддерживается только за счет большого количества спор и их интенсивного прорастания.

В когортах заростков плаунов Науялис различает меньшее число возрастных состояний: до оплодотворения яйцеклетки и три стадии после оплодотворения (с подземным побегом, надземным побегом, молодой спорофит). Эти когорты отличает тенденция к образованию агрегаций заростков.

Когорты гаметофитов хвощей наиболее сложны для изучения в природе и, как правило, исследуются в лаборатории. Их развитие, как отмечалось, наиболее стремительно, и заростки, не успевшие за 4–6 месяцев дать потомство, гибнут от морозов.

Когорта спорофитных поколений всех изученных видов представляет типичные клональные растения, размножающиеся надземными и подземными побегами. У клонов разных видов различается 5–7 онтогенетических фаз развития: от появления молодого растения и вплоть до деградации клона.

Клоны папоротников представлены пятнами (агрегациями), плаунов – «ведьмиными кольцами» (особенно в лишайниковых борах, в их образовании принимают участие грибы, симбиотически связанные с плаунами), хвощей – парциальными кустами, формирующимися на корневищах.

Антропогенное влияние и разрушение экосистем могут угрожать существованию популяции папоротникообразных.

ВЫВОДЫ

Изучение ПР уходит корнями в работы лесоведов, которые при таксации исследовали закономерности возрастного состава древостоев. В настоящее время при изучении ПР особое внимание уделяется процессу их взаимодействия с другими компонентами сообщества.

Главное отличие ПР от популяций животных в том, что растения неподвижны и не могут избежать влияния неблагоприятных факторов, они реагируют на меняющиеся условия за счет морфологических или физиолого-биохимических адаптивных реакций.

Существуют два полярных типа регулирования плотности ПР: зависимостью от смертности и пластичностью. В первом случае с возрастом ПР число особей уменьшается и приходит к некому конечному значению, которое является равнодействующей между сопротивлением среды и биотическим потенциалом ПР. Во втором случае повышение плотности ПР сопровождается миниатюризацией особей.

Признаки ПР отражают ее возрастное состояние и уровень жизненного состояния особей через размер, морфологическое строение, скорость роста и вклад в репродукцию каждого отдельного растения. Главные признаки при оценке ПР – численность особей, запас фитомассы, плотность.

Гетерогенность – важное свойство природных ПР, повышающее полноту использования ресурсов и устойчивость. Различают генетическую, возрастную и размерную формы разнообразия особей внутри ПР. Последний вариант гетерогенности ПР обусловлен особенностями семян, варьированием условий в регенерационной нише, различиями в темпах роста, влиянием фитофагов. У двудомных растений вклад в гетерогенность вносит наличие мужских и женских особей.

В поддержании устойчивости ПР большую роль играет резервный фонд – банки семян у эксплерентов и проростков у виолентов. В зависимости от участия в составе сообщества эксплерентов сходство между банком семян и видовым составом сообществ может существенно варьироваться, оно тем выше, чем более значимы в сообществе эксплеренты. Возможно формирование банка диаспор у споровых растений.

Своеобразны ПР клоновых растений, в которых очень важны раметы – вегетативные побеги, в большей или меньшей степени автономные от материнского растения. Элементом стратегии клональных растений является банк вегетативных зачатков (почек на корневищах, клубнях, луковицах и т.д.). Участие ПР клоновых растений в составе растительности возрастает на градиенте «юг – север».

В ПР споровых растений когорты гаметофитов и спорофитов представляют независимые организмы с разными стратегиями. Гаметофиты (заростки) хвощей и папоротников имеют стратегию эксплерентов, а плаунов – патентов. Когорты спорофитных поколений представляют типичные клональные растения со вторичной стратегией CRS при различном соотношении свойств виолентности, эксплерентности и патентности у разных видов.

Глава 6

ОБЗОР КONTИНУУМОВ ОРГАНИЗМЕННОГО, ПОПУЛЯЦИОННОГО И ВИДОВОГО УРОВНЕЙ И ИХ РЕДУКЦИЯ

Заканчивая рассмотрение основных вопросов НОР на уровне более или менее абстрактных видов и их конкретных состояний в природе – особей и популяций, мы еще раз специально подчеркнем континуальную природу вариации этих объектов.

Все рассмотренные типы популяций или видов – результат прагматического упрощения (редукции) рядов непрерывной изменчивости признака до условно дискретных типов.

В табл. 10 указаны основные направления вариации признаков на уровне индивидуумов, популяций и видов и принципиальные схемы их редукции. Не все перечисленные в ней признаки подробно обсуждались. В частности, упрощенно рассмотрены показатели репродуктивного усилия или биологические признаки опыления и распространения плодов. Но их содержание достаточно очевидно. Отметим лишь, что в настоящее время тип опыления чаще всего исследуется на вероятностной основе (Голубев, Молчанов, 1978; Голубев, Волокитин, 1985а,б). Насекомо-, ветро-, самоопыление и апомиксис в различных комбинациях могут сочетаться у одних и тех же видов и чередоваться в разные годы.

Таблица 10

Континуумы на уровне организма, популяции, вида и результаты их редукции

Тип континуума	Характеристика	Направление редукции
Организмальный (внутрипопуляционный) уровень		
Возрастной	Постепенное изменение в жизненном цикле	Классы календарного возраста, возрастные состояния растений
Фенологический	Постепенное фенологическое развитие	Фенофазы
Морфологический:	Непрерывные ряды вариаций по каждому признаку	Классы по каждому признаку
по высоте, числу побегов, по весу особей, по типам побегов		

Продолжение табл. 10

Тип континуума	Характеристика	Направление редукции
Репродуктивное усилие: по долям генеративных побегов, а также общей фитомассы, расходуемой на формирование цветков и плодов	Непрерывные ряды вариаций по каждому признаку	Классы по каждому признаку
Половая структура (для двудомных растений)	Наличие переходных форм	Типы растений идентичной половой организации
Виталитетный	Непрерывные ряды по одному или нескольким ключевым признакам	Классы виталитета особей
Популяционный уровень		
Топографический	Постепенная смена популяций одного ранга на топографических градиентах	Контуры популяций
Размерный: по занимаемому пространству, численности, плотности, по запасу фитомассы	Непрерывные ряды популяций по каждому признаку	Классы популяций по каждому признаку
Продукционный	Непрерывные ряды популяций по биологической продуктивности	Классы популяций по продуктивности
Возрастной состав	Непрерывные ряды популяций по спектру возрастных состояний растений	Типы популяций по возрастному составу
Способ размещения особей	Наличие переходов между разными типами распределения в пространстве	Типы распределения в пространстве
Половая структура (для двудомных растений)	Наличие популяций с разным соотношением мужских и женских особей	Типы популяций по половому составу
Характер флуктуаций	Наличие популяций с разной амплитудой изменения признаков при разногодичных флуктуациях	Типы популяций по характеру флуктуационной изменчивости

Окончание табл. 10

Тип континуума	Характеристика	Направление редукции
Виталитетный	Наличие переходов между популяциями разного виталитета	Типы популяций по виталитету
Генетический	Наличие переходов между популяциями разного генотипического состава	Типы популяций по генотипическому составу
Сукцессионный	Постепенная трансформация популяций при векторизованных изменениях растительности	Сукцессионные стадии популяций
Видовой уровень		
Морфологический (по ФР и ЖФ)	Индивидуальная морфология видов, непрерывные ряды изменения морфологических признаков, сопряженных или несопряженных с экологическими адаптационными комплексами	Формы роста Жизненные формы
Ареалогический:	Индивидуальная география видов, непрерывные изменения их ареалов (формы и протяженности по широтным, долготным и высотным группам, а также по размеру, форме и типу ареалов)	Географические элементы и типы ареалов
Экологический	Индивидуальная экология видов	Экологические группы видов
Тип опыления	Наличие видов со смешанным типом опыления	Группы видов по типу опыления
Способ распространения плодов	Наличие видов со смешанным типом распространения плодов	Группы видов по типу распространения плодов
Стратегический	Индивидуальная стратегия видов, наличие вторичных типов и пластичности стратегий	Типы стратегий

Аналогично у одних и тех же видов возможны разные способы распространения плодов и семян. Если сочные плоды черемухи или боярышника не переносятся ветром, то они могут транспортироваться водой, а семена анемо-, гидро-, эпизоди и автохорных растений сплошь и рядом распространяются энтозоохорно, не теряя всхожести при прохождении через пищеварительный тракт животных, питающихся вегетативными частями растений.

Часть 2

ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЙ УРОВЕНЬ ИЗУЧЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Фитоценоз (растительное сообщество) – это условно однородный (на глаз) контур растительности, прагматическая категория, которая необходима для изучения растительности на всех уровнях (Миркин, 1985; Keddy, 1993). По этой причине фитоценология – центральный раздел НОР, и, как отмечалось, до некоторого времени в ее рамках развивались экологическая классификация видов, учение о жизненных формах и эколого-фитоценологических стратегиях, популяционная биология растений, проводились исследования инфраценологических образований (комплексов растительных сообществ).

Наряду с термином «фитоценология» употребляется термин «фитосоциология». Практически – это синонимы, хотя второй термин несет семантический оттенок превалирования среди факторов организации сообщества «социального начала», т.е. отношений между видами.

Строго говоря, фитосоциология рассматривает растительные сообщества, организованные взаимными отношениями видов, а фитоценология исследует более широкий спектр видовых ансамблей, включая сочетания видов, организованные по преимуществу внешней средой, например растительные сообщества экстраридных и арктических пустынь или водных макрофитов, в которых виды слабо взаимодействуют и сосуществуют потому, что вместе и порознь приспособились к экстремальным условиям среды.

Глава 7

РАСТИТЕЛЬНОЕ СООБЩЕСТВО (ФИТОЦЕНОЗ)

Фитоценоз – это необходимая (прагматическая) категория при изучении растительности, но он условен, так как территориально не обособлен в пространстве, и, кроме того, ассоциирование видов в фитоценоз достаточно слабое и может быть вызвано самыми разными причинами. «Дуализм» фитоценоза по сей день порождает споры об оправданности этого понятия (Wilson, 1992).

Мы уже говорили об индивидуалистической гипотезе как основе понимания экологии видов и упоминали имена ее авторов – российского ученого Л.Г.Раменского и его американского коллеги Г.Глизона. Теперь, прежде чем перейти к прагматическому (редукционистскому) пониманию растительности как совокупности фитоценозов, более подробно познакомимся с содержанием и историей концепции континуума, который порождается индивидуальным характером распределения видов вдоль постепенно меняющихся градиентов среды.

7.1. Концепция континуума

Концепция континуума зародилась в начале нашего столетия в противовес представлениям о «единицах в растительности», которые отражали инерцию изучения растительности на уровне организмов.

До появления этой концепции исследователи находились под влиянием «запечатления» (Мейен, 1977) закономерностей, выявленных при изучении организмов, и подсознательно стремились увидеть на фитоценологическом уровне организации растительности индивидуумы, подобные растениям, и типологические единицы, подобные видам растений.

В начале XX в. при изучении природы растительности господствовали аналогии между сообществами и особями растений, их видами и типами сообществ. В наиболее последовательном варианте это было сформулировано Ф.Клементсом (Clements, 1904), который определил фитоценологические системы (он называл их суперорганизмами) как жестко детерминированные однозначными отношениями с условиями среды. В несколько смягченном варианте этот взгляд был характерен для русских фитосоциологов, особенно для С.И.Коржинского и В.Н.Сукачева (Дохман, 1973).

Антитезис «единицам в растительности» был сформулирован в начале столетия независимо в разных странах (Александрова, 1969; Трасс, 1976): в России (Л.Г.Раменский), в США (H.Gleason), в Италии (G.Negri), во Франции (F.Lenoble). Однако итальянский и французский корни концепции континуума оказались достаточно слабыми и не сыграли сколько-нибудь значительной роли в развитии НОР.

Представления «белых воронов» Г.Глизона и Л.Г.Раменского опередили свое время и были не поняты ни в США, ни в России, что объяснялось не только неподготовленностью научного сообщества к принятию новаторских идей континуалистов, но и колоссальным авторитетом лидеров «ординарной науки» – Ф.Клементса и В.Н.Сукачева. Прорыв континуализма в НОР произошел уже в 50-60-е годы и связан с именами двух выдающихся представителей американской науки – Дж.Кертиса (1913–1961) и Р.Уиттекера (1921–1980). В СССР всплеск

интереса к континуализму отмечался примерно на 10 лет позже, чем в США. В конце 60-х годов, как известно, лидерами континуализма в СССР становятся В.И.Василевич и В.Д.Александрова.

Сегодня континуальный взгляд на природу растительности уже преобладает, хотя и изменилось само понимание континуума.

Главный постулат первых континуалистов – индивидуальность экологии видов и независимость их распределения вдоль градиентов среды – ныне не воспринимается как абсолют с обязательным соответствием этих распределений форме симметричной колоколовидной кривой. Возможны асимметричные кривые (Austin, 1976, 1990), полимодальные распределения, поскольку на какой-то части градиента вид может быть вытеснен более сильным конкурентом (Keddy, 1990), виды могут объединяться в группы в условиях взаимного благоприятствования – так называемая «нуклеация» видов (Yarranton, 1977).

И тем не менее случаев, когда фитоценозы разделены четкими границами, т.е. происходит «переключение» (Agnew et al., 1993), достаточно мало. На практике фитоценологу приходится иметь дело именно с постепенным переходом одного сочетания видов растений в другое. Поскольку на растительность действует сразу много факторов, эта картина оказывается очень сложной, а сам континуум – многомерным.

Р.Маргалев (Margalef, 1994) подчеркивает, что возможны два варианта континуума: *абсолютный (экоклины)* и *относительный (эктоны)*. Во втором варианте постепенные переходы связывают более или менее однородные контуры – фитоценозы, а в первом – никаких однородных частей в пространственном континууме выделить не удается.

7.2. Факторы организации растительных сообществ

Виды в фитоценозе ассоциированы под влиянием определенных факторов, и в разных фитоценозах вклад этих факторов различен. При широком прагматическом (полимодальном) понимании природы растительного сообщества взаимные отношения между растениями рассматриваются как один из факторов организации видовых ансамблей, роль которого различается в зависимости от типа сообщества.

Фитоценоз автономен условно и является органичной частью экосистемы, на взаимоотношения растений влияют гетеротрофные компоненты-«посредники»: животные, грибы или растения-гетеротрофы из числа паразитов и полупаразитов. На эти взаимоотношения может влиять и хозяйственная деятельность

человека. Поэтому прежде чем перейти к обсуждению моделей организации растительных сообществ, формирующихся в разных условиях среды, рассмотрим факторы, которые могут участвовать в организации сообществ. Таким образом, синтезу представлений о сообществах предпослел анализ факторов формирования этого феномена природы.

7.2.1. Экотоп. Геоботаническая индикация

Экотоп – это «ниша фитоценоза в ландшафте», его местообитание. Экотоп объединяет занимаемое фитоценозом пространство и ресурсы, используемые для производства биологической продукции.

При любой модели организации фитоценоза экотоп является ведущим фактором, хотя он может быть в значительной мере трансформирован биотическими влияниями растений или нарушениями. Однако даже самая сильная трансформация экотопа в биотоп, например сфагновыми мхами, также имеет границы, определенные факторами абиотической среды. Основной ареал сфагновых болот совпадает с ареалом биома тайги, а их южные форпосты на равнине лежат в лесостепной зоне. Эвритопные R-стратеги, которые формируют сообщества при активных нарушениях, также имеют пределы распространения на климатических градиентах, и их нет ни в зоне пустынь, ни в тундре.

Экологические факторы, формирующие экотоп, были охарактеризованы в § 2.1.

Связь растительности и среды (P–C) позволяет оценивать экологические условия по характеру растительности. В недалеком прошлом это было объектом исследования специального раздела фитоценологии – индикационной геоботаники (Викторов и др., 1962). Сегодня интерес к этим исследованиям в значительной мере спал, что связано с очевидной переоценкой степени связи P–C. Иллюзия тесной связи P–C поддерживалась за счет игнорирования статистического аппарата, который был в состоянии проверить достоверность индикации.

Сегодня уже вполне очевидно, что, если исключить экстремальные условия (пустыни, выходы скал, солончаки, антропогенные местообитания с высоким уровнем загрязнения токсичными для растений веществами), уровень связи P–C довольно низкий и соответственно мала разрешающая способность геоботанической индикации. Это объясняется формированием «биологически равноценных местообитаний», т.е. экотопов со сходной растительностью в различных условиях за счет нивелирующего действия ведущих факторов комплексных градиентов, достаточно широких пределов толерантности видов и типов сообществ на градиентах среды.

Свой вклад в ослабление связей Р-С вносит и переменность режимов среды: колебания влажности и засоления почвы, ее обеспеченности нитратами и т.д. При этом, как подчеркнул К.А.Куркин (1976), возможны компенсаторные эффекты: при уменьшении влажности почвы, например, повышается содержание нитратов, а при высокой обеспеченности азотом растения более засухоустойчивы и продуктивны.

Сегодня можно говорить лишь о двух значимых подходах к индикационной геоботанике:

об оценке среды с использованием экологических шкал Л.Г. Раменского (Раменский и др., 1956), Х.Элленберга (Ellenberg, 1974), Е.Ландольта (Landolt, 1977) и др.;

о синдикации – оценке условий среды на основе синтаксономической принадлежности сообщества к ассоциации, субассоциации, союзу и т.д. (см. разд. 10.2.3; Корженевский, 1992; Dietschke, 1994).

Использование экологических шкал позволяет получить ранговые оценки экологических факторов, причем количество рангов достаточно ограничено. В популярных на Западе шкалах Элленберга и Ландольта даже для наиболее протяженных градиентов число ступеней не превышает 10. У Л.Г.Раменского, как отмечалось в разд. 2.2.2, число градаций значительно больше.

Наиболее надежную характеристику среды могут дать только прямые измерения ее параметров (содержание и химический состав солей в почве, ее обеспеченность ЭМП, многократное определение влажности разных горизонтов почвы и т.д.).

7.2.2. Взаимоотношения растений в сообществе

Если исключить паразитизм и полупаразитизм, то все взаимоотношения растений сводятся к многообразным, но неравнозначным горизонтальным отношениям организмов одного трофического уровня.

Главными типами горизонтальных отношений являются конкуренция (см. разд. 4.11) и неконкурентное средообразование (биотическая трансформация экотопа). Остальные типы отношений – положительные влияния и особенно аллелопатия – менее значимы.

Биотическая трансформация экотопа

В результате жизнедеятельности растений, входящих в состав фитоценоза, и связанных с ними гетеротрофных организмов экотоп трансформируется в биотоп. Такая трансформация возможна в разных пространственных шкалах, как в мезомасштабе для экотопа всего фитоценоза (и даже для мно-

гих фитоценозов, объединенных континуумом), так и в микромасштабе на уровне так называемых фитогенных полей (А.А.Уранов, 1965).

Фитогенное поле означает сферу влияния одного растения на окружающую его среду и соответственно на занимающие эту среду растения. Растение может по-разному воздействовать на среду: через затенение, иссушение, уменьшение концентрации ЭМП или их увеличение, например азота за счет биотической азотфиксации бактериями, которые связаны с бобовыми.

В.С.Ипатов (1997), описав фитогенное поле единичных особей ели, показал, что при удалении от ствола меняется целый комплекс экологических факторов: освещенность, толщина подстилки, рН почвы. При этом разные факторы по-разному влияют на разные виды: элиминация вереска происходит в результате затенения; брусники, черники, зеленых мхов – дефицита света и влаги, кроме того, зеленые мхи также болезненно реагируют на количество опада ели.

Радиус фитогенного поля может меняться от нескольких сантиметров (у трав) до нескольких метров (у деревьев), причем при изучении растительности плато Путорана («Структура горных фитоценологических систем Субарктики...», 1995) было установлено, что даже один вид растений в различных частях своего ареала формирует фитогенные поля разного размера: большие в области эколого-фитоценологического оптимума и меньшие в периферической части распределения вида по градиентам условий среды.

Кроме шкалирования эффекта биотической трансформации, очень важно учитывать глубину преобразования экотопа. По аналогии с известной классификацией признаков почв по их консервативности, которая была предложена В.О.Таргульяном и И.А.Соколовым (1978), различают два типа биотической трансформации: «*момент*» и «*память*».

При поверхностном биотическом преобразовании экотопа типа «момент» его результаты исчезают одновременно с гибелью трансформирующих экотоп растений. Этот вариант трансформации проявляется в изменении напряженности режимов прямодействующих факторов, например освещенности вокруг дерева. Его может спровоцировать и конкуренция за почвенные ресурсы или свет.

Биотические преобразования экотопа типа «память» сохраняются после гибели преобразователей. Эти преобразования наблюдаются при выщелачивании почв, увеличении слоя почвы на скальной поверхности, нарастании мощности торфяной залежи или савроцеля и т.д.

Роль неконкурентного средообразования растений подробно анализирует Т.А.Работнов (1992, 1998). При взаимном средообразовании возможны как асимметричные отношения, когда изменения растениями среды неодинаково влияют на них, так и симметричные, когда последствия изменения среды примерно одинаковы. Изменения условий среды могут происходить и в лучшую и худшую сторону, причем второй вариант распространен чаще.

Классический пример *взаимного отрицательного средообразования* – отношения сфагновых мхов и сосудистых растений на сфагновом болоте (Malmer et al., 1994). Между сфагновыми мхами, которые отличаются бесконечным ростом вверх, и сосудистыми растениями – вересковыми (*Ledum palustre*, *Chamaedaphne caliculata*, *Andromeda polifolia*, *Oxycoccus palustre*), *Pinus sylvestris* и некоторыми осоками – складываются отношения антагонизма без конкуренции, которые позволяют сохранить экологическое равновесие.

Сфагновые мхи, быстро повышая уровень поверхности болота, ухудшают условия воздушного питания цветковых растений, хотя они и обладают специальной защитной системой перемещения корневищ и корней как вверх, так и к участкам болота, где поверхность нарастает не столь быстро.

В свою очередь цветковые, иссушая верхний слой торфа и затемняя мхи опадом листьев, замедляют их рост. Таким образом между сфагновыми мхами и цветковыми устанавливается равновесие «умеренного взаимоугнетения».

Примером *одностороннего отрицательного средообразования* является влияние деревьев-доминантов на виды мохового и травяного яруса. Под пологом деревьев уменьшается освещенность, повышается влажность воздуха. При разложении опада деревьев почвы обедняются, поскольку при этом образуются кислоты, способствующие вымыванию ЭМП в глубь почвенного слоя. Этот процесс особенно активен в таежном еловом лесу, так как ель – сильный эдификатор. Виды с высокой патентностью, участвующие в напочвенном покрове, компенсируют пагубность этого влияния и обеспечивают экологическое равновесие в таком лесу.

Примером *улучшения условий жизни одним видом растений другому* может служить уже рассмотренное обогащение почвы азотом бобовыми, которые симбиотически связаны с клубеньковыми бактериями-азотфиксаторами. К этому же типу взаимоотношений относятся и некоторые случаи влияния растений-«нянь».

Положительные взаимодействия

Положительное влияние растений друг на друга или хотя бы одного из них менее значимо в фитоценозе, чем конкуренция, но достаточно распространено в природе, и в последнее время изучению «взаимопомощи» растений уделяется большое внимание (Злобин, 1994; Brooker, Callagan, 1998).

Рассмотрим несколько наиболее распространенных вариантов положительного взаимодействия.

Эффект группы растений одного вида проявляется на первых стадиях развития, когда уровень конкуренции между особями невелик и сообитание ускоряет формирование микоризы и ризосферы растений. С возрастом конкуренция усиливается и проявляется так называемый «эффект корыта» – особи, расположенные в центре группы, развиваются хуже (Титов, 1978).

Известны данные и о более тонких механизмах взаимного благоприятствования растений, в том числе и о «разговаривающих растениях» (Баркман, 1989), когда поедаемые фитофагами растения выделяют сигнальные вещества (фенолы), которые способствуют выработке репеллентов у других особей растений, что снижает их поедаемость.

Наличие обоюдного благоприятствования у растений разных видов с синергическим эффектом – достаточно гипотетический вариант взаимных отношений, хотя в принципе он, видимо, возможен. Чаще режим благоприятствования носит односторонний характер, т.е. создается одним видом растений для другого, что носит название *эффекта растения* – «няни». Этот эффект, как правило, проявляется на ранних этапах жизни растения, развитию которого способствует «няня». После определенного уровня взросления отношения подопечного и его «няни» либо сменяются конкуренцией, либо, в лучшем случае, остаются нейтральными, если виды имеют разные ниши. В луговых травостоях при отсутствии нарушений (т.е. без специальных регенерационных ниш) взрослые растения благоприятствуют развитию всходов (van der Maarel, Sykes, 1993; van der Maarel et al., 1995). Еще чаще такого рода отношения складываются в лесу (роль «нянь» для ели играют виды из родов *Betula*, *Alnus*, *Salix*).

Наиболее интересные результаты были получены в Мексике при изучении отношений кактусов с представителями других семейств, в первую очередь из *Lamiaceae* и *Asteraceae* (Valente-Banuet et al., 1991). Молодые кактусы страдают от прямого солнечного света. Они способны к фотосинтезу типа САМ (кислый метаболизм суккулентов), который происходит днем при закрытых устьицах за счет захваченного ими за ночь угле-

кислого газа. В результате кактусы, защищаясь от дневного испарения воды, сильно перегреваются. Поэтому молодые кактусы могут развиваться только под прикрытием засухоустойчивых кустарников-«нянь». В этом случае не формируется никаких устойчивых межвидовых коадаптаций: у верхней границы распространения кактусов на градиенте «равнина – горы», где климат не столь жаркий, кактусы уже не нуждаются в услугах «нянь».

Благоприятные отношения между видами могут складываться и при участии растений-посредников (т.е. при трансбиотических взаимоотношениях). Так, экспериментируя с обрезкой корней деревьев, В.Г.Карпов (1969) установил, что ель влияет на мхи (*Pleurozium schreberi* и др.) через посредника – кислицу (*Oxalis acetosella*). Когда обрубались корни ели и кислица получала возможность без конкуренции захватить большее количество почвенных ресурсов, она подавляла мхи, которые практически выпадали из фитоценоза. В то же время, в еловом лесу, где корни не обрезаются, разрастание кислицы сдерживалось конкуренцией с елью, корни которой расположены в том же приповерхностном слое почвы, что и у кислицы. Таким образом, ель благоприятствует развитию мхов, подавляя их конкурента – кислицу. Кроме того, поскольку боровые мхи – ацидофилы, то для них благоприятно подкисление почвы в процессе выщелачивания, вызываемого опадом ели.

Аналогично дуб влияет через сныть на эфемероиды (виды родов *Anemone*, *Corydalis*, *Scilla*, Горьшпина, 1969, 1975): в период вегетации эфемероидов листья на деревьях еще не распустились, но летом они, меняя освещенность, влияют на распределение сныти. Сныть начинает вегетировать рано, и потому на осветленных участках леса, где ее меньше затенял дуб, она подавляет эфемероиды. Трансбиотически дуб способствует развитию эфемероидов.

Ю.А.Злобин к разряду положительных взаимоотношений между растениями относит: влияние бобовых на другие виды, не способные к обогащению почвы азотом; биотическую трансформацию местообитаний (т.е. все формы проявления влияния растений в соответствии с моделью благоприятствования, см. разд. 9.3.1); облегчение перекрестного опыления у растений, агрегированных в группы; передачу внутри клонов ЭМП от развитых растений к молодым, расположенным у периферии.

Значимость положительных взаимоотношений между компонентами растительного сообщества тем выше, чем сильнее их нарушения, так как в процессе восстановления сообщества уровень конкуренции невысок и могут проявляться как эффекты «нянь», так и преимущества «коллективного» восстановления ризосфер.

Аллелопатия

Аллелопатия – это взаимное влияние растений через изменение среды в результате выделения в нее продуктов жизнедеятельности (летучих или растворенных в стекающей с листьев или омывающей корни воде веществ).

Аллелопатические эффекты очень наглядно проявляются в экспериментах, проводимых в замкнутых экологических средах «микросомах»: чашках Петри, под стеклянными колпаками, в вегетационных сосудах с использованием концентрированных вытяжек из растений или смывов с них. По мнению Т.А.Работнова, в природных фитоценозах аллелопатия не играет существенной роли, так как там нет условий для накопления аллелопатических веществ (большинство из них – летучие терпены или фенольные соединения) (Харборн, 1985). Их концентрация постоянно понижается ветром, водой, микроорганизмами. Кроме того, в естественных условиях крайне сложно выделить аллелопатические взаимовлияния растений от конкуренции (Работнов, 1987, 1998; Миркин, Усманов, 1991).

Таким образом, сегодня нет однозначного ответа на вопрос о том, каков вклад аллелопатии в организацию фитоценозов. По-видимому, в разных ситуациях он различен. Работнов отмечает, что аллелопатические взаимодействия могут быть существенны между интродуцированными растениями и растениями местной флоры. Например, эвкалипты, завезенные на Кавказ из Австралии, аллелопатически воздействуют на травянистые растения кавказской флоры, и здесь под их кронами травы не растут; грецкий орех в садах отрицательно влияет на все прочие культуры.

Возможны аллелопатические взаимодействия между корнями растений, в результате чего корни равномерно распределяются в объеме почвы и практически не сталкиваются. Роль сигнала «занято» могут выполнять выделяемые из корней в почву органические кислоты (но, возможно, что эту роль играют электрические сигналы).

А.М.Гродзинский и его ученики пытались объяснить аллелопатическим эффектом почвоутомление (снижение урожая при длительном выращивании на почве одной и той же культуры). Однако, кроме накопления токсичных веществ, т.е. аллелопатии, почвоутомление вызывается увеличением в почве числа патогенных микроорганизмов, потерей плодородия почвы вследствие извлечения монокультурой одних и тех же веществ, разрушением структуры почвы и т.д. (Остроумов, 1986; Работнов, 1992).

По-видимому, во многих типах сообществ, особенно в лесах, весьма важны аллелопатические выделения при разложении мертвого органического вещества. В частности, накопилось немало данных о влиянии подстилки на возобновление деревьев (Работнов, 1998).

Влияние лиан и эпифитов

Вопрос о влиянии на «растение-хозяина» эпифитов и лиан, не использующих в качестве источника питания растение-подпорку или растение, на котором они нашли пристанище, специально рассмотрен Т.А.Работновым (1998). Он считает, что влияние этих «нетрофических полупаразитов» может быть и существенным, поскольку лианы представлены широкой гаммой растений – от сравнительно слабых, которые практически не воздействуют на растение-подпорку, до сильных, таких как лианы-душители.

Есть основание полагать, что отношения эпифитов и давших им пристанище «растений-хозяев» не всегда безобидны. Они могут быть нейтральными, отрицательными (эпифиты могут ускорять разрушение коры) и положительными (в продуктах жизнедеятельности гумусных эпифитов могут формироваться придаточные корни «растения-хозяина»).

Безусловно, в целом роль лиан и эпифитов в организации растительных сообществ невелика.

Вертикальные (трофические) взаимоотношения растений

Вертикальные (т.е. между организмами разных трофических уровней) взаимоотношения растений в фитоценозе представлены отношениями между автотрофными и паразитными и полупаразитными растениями.

В экосистемах умеренной полосы наиболее распространены полупаразиты (их много в семействе Scrophulariaceae), которые, осуществляя нормальный фотосинтез, заимствуют у растений-хозяев в основном воду, ЭМП и, возможно, некоторое количество органических веществ. Полные паразиты в естественных сообществах распространены реже, они не имеют хлорофилла и, являясь гетеротрофами, питаются за счет растений-хозяев. Паразитами представлены семейства Orobanchaceae и Cuscutaceae.

Полупаразиты могут существовать за счет разных видов растений-хозяев, паразиты специфичны в выборе хозяина. Все паразитирующие растения действуют на растение-хозяина угнетающе.

В естественных фитоценозах паразитные растения не очень значимы, хотя в некоторых случаях они регулируют плотность ценопопуляций автотрофных видов (например, в пустынях такую роль для представителей рода *Haloxylon*, которые слабо поедаются фитофагами, играют представители рода *Cistanche*). Более опасны паразитные растения для посевов – виды родов *Cuscuta* и *Orobancha* являются злостными сорняками многих культур.

Полупаразитные растения из семейства Scrophulariaceae в естественных луговых сообществах выступают в роли посредников, поддерживающих видовое разнообразие подавлением доминантов, которые высвобождают часть ниш для видов-спутников. Однако продуктивность сообществ при этом падает. Это объясняет падение урожая луговых сообществ лесной зоны при массовом развитии видов рода *Rhinanthus*.

7.2.3. Влияние гетеротрофных компонентов экосистем на взаимоотношения растений

Состав и структура растительных сообществ формируются под влиянием не только абиогенного комплекса и взаимоотношений растений, но и всей гетеротрофной биоты экосистемы, частью которой является фитоценоз.

Животные

В формировании любого растительного сообщества животные играют важную роль, так как участвуют в репродуктивном процессе зоофильных (опыляющихся животными) видов; распространяют семена видов-зоохоров; отчуждая фитомассу, делают крону растений более ажурной и тем самым повышают интенсивность фотосинтеза; обеспечивают круговорот ЭМП, усваиваемых растениями из почвы. Для некоторых сообществ, особенно степных и пустынных, весьма значимы землерои (как правило, млекопитающие), которые способствуют появлению «окоп» (пороев), заселяемых эксплерентами.

В естественных экосистемах между животными и растениями устанавливается равновесие (с возможными временными колебаниями численности и биомассы растений и животных). Это равновесие может нарушаться при влиянии на экосистемы человека.

В саваннах или степях на взаимоотношения и исход конкуренции растений существенно влияют крупные фитофаги (Мордкович и др., 1998). Так, распространение ковылей (р. *Stipa*) связано с их устойчивостью к выпасу крупных фитофагов. В настоящее время из-за перевыпаса скота на степных пастбищах в конкуренции побеждают малопоедаемые мелкие полны (р. *Artemisia*), а в луговых травостоях – пастбищное низкотравье

(Plantago, Taraxacum и др.). При саванноидной растительности выпас домашних животных уменьшает долю лесного компонента (Pettit et al., 1995) и повышает участие однолетников (Hobbs, Monney, 1995).

Благодаря коадаптации организмов разных трофических уровней хорошо поедаемое растение не проигрывает в конкуренции малопоедаемому. В саваннах, где обитают крупные фитофаги (антилопы, жирафы, зебры и др.), хорошо поедаемые растения имеют высокую скорость отрастания (McNaughton, 1983, 1992) и быстро восстанавливаются. Медленно растущие растения-пациенты защищены от животных колючками, жестким опушением, горьким вкусом и т.д.

Кроме токсинов (ядовитых веществ, подобных цианидам) существует особая группа веществ, так называемых детеррентов, понижающих питательную ценность и усвояемость растений фитофагами. К ним относятся, например, танины, терпены, каучуки (Харборн, 1985), а также целлюлоза и лигнин (Ночхчхули, 1996). Целлюлозные оболочки, в частности, защищают растения от насекомых-фитофагов.

Некоторые виды растений для уменьшения поедаемости выделяют отпугивающие вещества – репелленты.

Много примеров механизмов формирования экологического равновесия между жертвами-растениями и хищниками-фитофагами приводит И.В.Стебаев (Стебаев и др., 1993). У некоторых растений, например картофеля, после поедания их частей фитофагами повышается концентрация защищающих веществ. При этом сигнал «меня съят» может усиливать образование веществ, сдерживающих поедание, и у тех растений, которые еще не подверглись нападению фитофагов.

Подчеркивая глубокую связь между растениями и фитофагами, формирующими экологическое равновесие, Стебаев пишет, что «...виды растений и животных двигаются в эволюции подобно флотам, технически соревнующимся в мощности брони и артиллерии, избегая при этом губительных генеральных сражений» (с. 172). Отношения между растениями и фитофагами при этом носят характер коллективных – «диффузных» коадаптаций (Janzen, 1980; Жерихин, 1994). Такие коадаптации обеспечивают возможность быстрого переключения фитофагов с питания одним видом на питание другим, что способствует гибкому регулированию состава растительных сообществ.

Наконец, в отношениях «растение – фитофаг», как и в отношениях между растениями, может участвовать посредник. Установлено, например, что поврежденные гусеницами бабочек-совок растения могут выделять в окружающую среду сигнальные вещества, которые привлекают паразитоидов, питающихся

этими фитофагами. Более того, растения выделяют разные сигнальные вещества для привлечения разных паразитоидов в зависимости от того, какой вид фитофага вызвал повреждение (De Morales et al., 1998).

В то же время фитофаги могут вызывать флуктуации (с повышением роли однолетников или корневищных видов) и сукцессии в естественных экосистемах (см. разд. 8.3.2) даже при отсутствии выпаса домашних животных. Так, в Финляндии увеличение числа диких оленей со 100 до 280 тысяч (1900–1992 гг.) привело к ослаблению лишайников и усилению замохвелости за счет распространения Pleurozium и Dicranum. Разрушение лишайникового покрова меняет режим увлажнения почвы, что способствует ее дальнейшему иссушению (Väge, 1996). В Японии описана смена сосняков из Pinus densiflora вторичными дубняками из Quercus serrata под влиянием заражения сосны нематодой Bursaphelenchus xylophilus. Весьма интересно, что при влиянии пожаров смены сосны дубом не происходит, и нематода вызывает циклическую зоогенную сукцессию (Fujihara, 1996).

Таким образом, в естественных экосистемах растения адаптированы к влиянию фитофагов, которые не нарушают ни взаимоотношений растений друг с другом, ни экологического равновесия экосистем. Описанные ранее примеры победы в конкурентных отношениях малопоедаемых растений на пастбищах – следствие вмешательства человека, при котором большое количество скота или диких промысловых животных одного вида и возраста отчуждает растительную массу сверх норматива, сложившегося в естественных экосистемах.

Достаточно многочисленны факты взаимного влияния растений через насекомых. Так, сорные растения, привлекающие хищных насекомых, могут защищать культурные растения от нападения фитофагов, тем самым улучшая их жизненное состояние и продуктивность (разумеется, если плотность сорных растений не высока и положительный эффект от их защиты не перекрывается конкуренцией за ресурсы).

Эти механизмы составляют основу формирования так называемой системы полезных симбиотических связей («Сельскохозяйственные экосистемы», 1987). Повышение биологического разнообразия стимулирует в агроэкосистеме формирование системы обратных связей, которая может регулировать отношения культурных растений, сорняков, фитофагов и зоофагов. Поскольку возможности повышения биологического разнообразия в сеgetальном сообществе ограничены, большая роль отводится окраинам полей (Bunce et al., 1994; «Field margins...», 1994). При уменьшении размера полей рудеральные,

луговые растения, кустарники и даже деревья могут через посредников – насекомых-фитофагов и птиц – благотворно воздействовать на культурные растения, повышая их продуктивность и виолентность, что важно для установления баланса между культурой и популяциями сорных растений.

Возможен вариант биометода защиты растений путем включения в состав агроценоза вида, не поедаемого фитофагом. Так, выращивание картофеля совместно с *Solanum nigrum* резко уменьшает вред колорадского жука: самки откладывают яйца на паслен, но личинки его не едят и погибают.

Микоризные грибы

В сообществах высших растений большую роль играют микоризные грибы, так как большинство сосудистых растений микосимбиотрофны (Clay, 1990; Работнов, 1992; Franeis, Read, 1994). Микоризные грибы обеспечивают растения ЭМП, в первую очередь фосфором, улучшают снабжение водой и повышают устойчивость корней к патогенам.

Следует заметить, что увеличение всасывающей поверхности корней за счет микоризы «выгоднее» непосредственного роста корневой поверхности. На создание единицы поверхности мицелия затрачивается энергии несравненно меньше, чем на формирование такой же по площади поверхности корней: энергетические затраты на построение одного сантиметра корня в тысячу раз больше, чем на построение одного сантиметра гифов микоризного гриба.

Микоризные грибы могут способствовать развитию одних видов растений и подавлять другие, вызывая изменения видового состава сообществ, т.е. сукцессии.

Однолетники-эксплеренты из семейств Brassicaceae, Chenopodiaceae, Caryophyllaceae, Polygonaceae, которые дают вспышки обилия в условиях нарушений и богатых нитратами почв, лишены микоризы. Нет микоризы также у растений из семейств Surraceae и Juncaceae. Более того, эксперименты показывают, что безмикоризные растения ингибируются не только микоризными грибами, но даже вытяжками из почв, на которых росли растения, инфицированные этими грибами. Видимо, в условиях богатого обеспечения почвенными ресурсами и низкой конкуренции нецелесообразно затрачивать энергию на содержание «обслуживающего персонала» для растений, поскольку они могут решать вопросы минерального питания без дорогостоящих посредников.

В свою очередь микоризные грибы плохо переносят нарушения, и потому микоризы многолетних служат индикаторами ухудшения условий обеспечения азотом, снижения интенсивно-

сти нарушений и являются одной из причин вытеснения рудералов, не имеющих микоризы. Это яркий пример трансбиотических отношений между растениями: многолетники влияют на однолетники не только в результате прямой конкуренции, но и через посредника – микоризный гриб.

Развитие многолетних травяных видов, напротив, стимулируется вытяжками из субстрата, где растения были инфицированы микоризными грибами. Для растений более бедных почв «посредники», улучшающие обеспечение ЭМП (в первую очередь фосфором), уже необходимы. В таких сообществах «обслуживающий персонал» невидоспецифичен и представлен грибами, которые формируют везикулярно-арбускулярные микоризы (VA). При этом градиент от растений, которые не имеют микоризы, до типичных микосимбиотрофов достаточно плавный. Более того, инфицирование микоризными грибами в различной степени усиливает конкурентную способность разных видов многолетних трав. Так, в смешанном посеве из *Lolium perenne* и *Holcus lanatus* при инокуляции грибами, формирующими VA микоризу, конкурентная способность первого вида уменьшалась, а второго – увеличивалась. Аналогично инокуляция уменьшала конкурентную способность *Koeleria rugamidata* по сравнению с *Andropogon gerardii*. Кроме того, у большинства многолетних трав инокуляция повышает и семенную продуктивность, и содержание в семенах ЭМП (особенно фосфора). Наиболее эффективно микоризные грибы воздействуют именно на доминанты сообществ.

В лесных экосистемах доминанты-деревья связаны уже с эктотрофными микоризообразователями, которые в большинстве своем видоспецифичны. Смена микоризообразователей обусловливается в первую очередь обеспеченностью азотом (отношением C/N): при наличии мощно развитой подстилки, богатой органическим веществом, энергетически более дорогая VA микориза, формирующаяся у корней трав на более бедных минеральных почвах, становится «недозволительной роскошью». У эктомикоризных растений, основными мутуалами которых являются базидиомицеты, уменьшается насыщенность почвы корнями, что компенсируется увеличением длины гифов грибов (она может превышать длину корней в 10³ раз!).

Весьма интересно, что при улучшении минерального питания (внесение удобрений на лугах) типичные микосимбиотрофы «отказываются» от микоризы (Работнов, 1992, 1998) и переходят к тому же типу прямого минерального питания без гриба-посредника, что и растения-рудералы. При повышении богатства почвы число видов грибов резко снижается даже в сосновых лесах (Vaar, 1996). Это неудивительно, так как затра-

ты энергии на микоризу у растений могут достигать 1/3 и даже 1/2 всех продуктов фотосинтеза, который они осуществляют. При этом чем быстрее растение растет, тем больше веществ оно тратит на содержание микоризы, которая должна обеспечивать его водой и ЭМП.

Поскольку микоризы могут быть видоспецифичными, Т.А.Работнов (1998) подчеркивает важность инокуляции интродуцированных растений «своими» грибами.

В то же время, в некоторых случаях один гриб может формировать микоризу у нескольких растений как одного вида, так и разных видов, причем по «гифопроводам» ЭМП могут перекачиваться из одного растения в другое. Впрочем, за редким исключением (например, у подбельника, который паразитирует на растении-хозяине через посредника – микоризный гриб) количество веществ, передаваемых через «гифопроводы», не слишком велико (Работнов, 1998).

Грибы могут взаимодействовать с бактериями-азотфиксаторами, поставляя им фосфор. Но при этом жизнь клубеньковых бактерий сокращается, что ускоряет поступление азота в почвенный раствор. Таким образом, микоризные грибы как участники цикла азотфиксации интенсифицируют и ускоряют этот процесс.

По своей роли к микоризным грибам близки *грибы-эндофиты*, которые, обитая внутри растений, не вызывают у них явных патологических изменений и защищают от фитофагов и паразитов, синтезируя вещества. Чаще всего эндофитами являются аскомицеты. Поскольку токсины эндофитов, уменьшающие поедаемость растений насекомыми и млекопитающими, различны, есть принципиальная возможность селекции эндофитных грибов, синтезирующих вещества, токсичные для насекомых, но не для скота.

Бактерии-симбиотрофы

Бактерии-симбиотрофы из числа азотфиксаторов (в первую очередь из рода *Rhizobium*) оказывают меньшее влияние на взаимоотношения растений, чем микоризные грибы, но в ряде случаев их роль достаточно существенна.

Симбиоз с азотфиксаторами требует от бобового растения значительных затрат энергии, в среднем 10% продуктов фотосинтеза (иногда до 30%). Этим объясняется более низкий (примерно в 2 раза) урожай зернобобовых культур по сравнению с зерновыми злаками. Тем не менее в целом азотфиксация за счет симбиоза обходится дешевле, чем за счет ассоциативных свободноживущих бактерий-азотфиксаторов (соответственно 5–7 и 50–100 г углеводоов на 1 г азота) (Venkataraman, 1982).

Освоение бедных азотом субстратов – лавовых потоков, верхностей отвалов пустой породы при горных разработках, отложений аллювия вдоль речного русла – начинают бобовые растения, симбиотически связанные с бактериями-азотфиксаторами и потому более конкурентноспособные в этих условиях, чем граминоиды.

Бобовые-терофиты могут быть основными ценообразователями на первых стадиях восстановления растительности после пожаров (Kazanis, Agiapoutsou, 1996). Улучшая условия среды, они способствуют появлению других видов, которые симбиотически не связаны с бактериями-азотфиксаторами (эта смена видов представляет модель благоприятствования автогенной сукцессии, см. разд. 9.3.1).

Однако бобовые растения теплолюбивы и потому в условиях Крайнего Севера имеют низкую конкурентную способность. Здесь субстрат обогащается азотом за счет жизнедеятельности ассоциативных форм азотфиксаторов, особенно цианобактерий (Charin et al., 1994). Пионерами сукцессии в таких условиях являются осоки, злаки и разнотравье.

В сообществах развитых стадий сукцессии роль бобовых уменьшается, и растения обеспечиваются азотом в основном за счет ассоциативной азотфиксации (за счет бактерий ризосферы), которая может достигать 200 кг/га азота в год, что полностью удовлетворяет потребности экосистемы в азоте и обеспечивает равновесность его цикла. Ситуация меняется при разрушении естественной экосистемы и замене ее на агроэкосистему, где ассоциативная азотфиксация не может превысить 40 кг/га азота в год, чего недостаточно для поддержания баланса азота в продуктивной экосистеме. Постоянный вынос веществ с урожаем можно компенсировать применением минеральных удобрений или опять-таки, как и на первых стадиях первичной сукцессии, посевом бобовых растений.

Замена энергетически дорогого и экологически грязного «промышленного» азота на экологически чистый биологический азот, фиксируемый бактериями-симбиотрофами, – одно из магистральных направлений экологизации сельского хозяйства (Кант, 1988).

Для растений некоторых других семейств важную роль могут играть симбиотические связи с другой группой прокариотов – актиномицетами (в особенности из рода *Frankia*). Такой симбиоз – формирование *актинофизы* – характерен для родов *Alnus*, *Piptorphae*, *Elaeagnus*, *Dryas* и др.

Актиномицеты живут в клубеньках на корнях растений, но если у бобовых клубеньки однолетние, то клубеньки с франкией – многолетние.

С мхами и папоротниками, в том числе с водным папоротником *Azolla*, и с саговниками связаны цианобактерии. Азолла, симбиотически связанная с *Anabaena*, как удобрение используется в практике рисосеяния Китая и Вьетнама.

Паразитические организмы

Паразитические организмы (вирусы, бактерии, грибы, простейшие, нематоды, насекомые, растения) – важные посредники, часто определяющие исход конкуренции сосудистых растений. Они могут настолько ослабить растение, что под влиянием здоровых конкурентов оно погибнет. Так, из пойменных лесов средней полосы России из-за голландской болезни, которую вызывает патогенный гриб *Ceratocystis ulmi*, исчез вяз. Конкурентную способность липы или дуба может ослабить опенок, поселившийся на их корнях.

В начале века в США вместе с интродуцированным каштаном из Китая был завезен паразитический гриб *Endonothia parasitica*, который за 50 лет практически уничтожил американский зубчатый каштан – широко распространенный доминант широколиственных лесов США. Гибель каштана ускорилась тем, что ослабленные паразитом растения проигрывали в конкуренции с другими доминантами лесов – дубами, кариями и др. В результате этой самой крупной ботанической катастрофы погибло 3,5 млрд деревьев (Небел, 1993). Патогенные грибы могут обеднить генотипический состав популяций. Так, гриб *Melampsora epitea* резко снизил долю участия в популяциях *Salix viminalis* одного из генотипов (Vergwijst, 1993).

Уникальные данные о последствиях распространения вируса коровьей чумы (rinderpest) в саваннах Африки приводит С.Макнаughtон (McNaughton, 1992). Под влиянием этого вируса, который первоначально вызвал болезнь у домашнего скота, а затем поразили многие виды диких крупных копытных животных, резко снизилась нагрузка фитофагов на растительность саванны и в первую очередь на ее древесно-кустарниковый компонент. Кустарники и деревья стали бурно разрастаться, подавляя травы, что усилило последствия пожаров, которые при таком сомкнутом древесном пологом стали более частыми. После пожаров деревья отрастали плохо и замещались кустарниками, корневища которых позволяли им сохраняться во время пожара. Процесс был остановлен только в 70-е годы, когда удалось вылечить домашний скот и тем самым избавиться от вируса коровьей чумы. Восстановились плотность популяций веткоядных (броузеров) и баланс между древесно-кустарниковым и травяным компонентами экосистемы саванны.

В этом случае имел место наиболее сложный вариант трасбиотического регулирования взаимоотношений растений несколькими взаимодействующими посредниками (фитофаги, вирус, пожар).

В средней полосе России паразитизм среди растений – явление сравнительно редкое (два рода – *Orobancha* и *Cuscuta*). Гораздо шире распространены полупаразиты (из семейства *Scrophulariaceae*), которые, подавляя рост растений-хозяев, могут повышать число видов в сообществе.

К паразитам близки так называемые сапротрофные (микотеротрофные) растения, число которых приближается к 400 видам из 87 родов (Harley, 1984). Эти растения питаются за счет автотрофного растения-хозяина, используя в качестве посредника гриб. Такой вид сосуществования называется паразитизмом с посредником (в средней полосе России – *Lathraea*, *Neottia*, *Monotropa*, *Corallorhiza*).

7.2.4. Роль нарушений

Нарушающими можно считать только экстраординарные факторы, более или менее неожиданное воздействие которых на сообщество вызывает его частичное или полное разрушение.

Являясь экстраординарными для одних сообществ, эти факторы могут быть нормальными компонентами среды для других. Например, огонь может быть нейтральным фактором для хорошо адаптированных к пожарам сообществ лесов (Bergeron, Dansereau, 1993), саванн (Skarpe, 1992), кустарниковой растительности средиземноморского типа (Kazanis, Arjanoutson, 1996) и даже благоприятным фактором для пастбищных сообществ однолетников (Bock et al., 1995), которые при отсутствии пожаров сменяются многолетниками, или пустошей (Keith, Bradstock, 1994). Периодическое нагревание почвы и слой золы обеспечивают возобновительный процесс у эвкалиптов (Ashton, Kelliher, 1996). Однако огонь изводит сфагновые болота и луга.

Выпас скота губителен для сообществ лесов (Petit et al., 1995; речь не идет о влиянии «своих» фитофагов, подобных лосям и оленям в тайге при естественном регулировании плотности популяций) и нейтрален для луговых сообществ (Rodriguez et al., 1996). Однако для саванн и степей – это фактор поддержания сообществ, так как скот замещает естественных фитофагов (за исключением национальных парков, где естественные фитофаги сохраняют свое значение).

Вспашка – нормальный фактор для сегетальных сообществ, но губительна для всех прочих. И подобных примеров много.

7.3. Полиmodelьная концепция растительного сообщества

В настоящее время наиболее распространено прагматическое понимание фитоценоза как условно однородного контура растительности вне зависимости от того, какие факторы объединили виды в сообщество. При таком широком понимании фитоценоз (растительное сообщество) становится родовым понятием, которое подразделяется на несколько видов, различающихся по модели организации, т.е. по вкладу разных факторов в ассоциирование видов в ансамбли.

В табл. 11 показаны шесть феноменологических моделей организации фитоценозов, которые различаются по вкладу уже рассмотренных факторов организации и по спектру участия видов разных стратегий, а также степень дифференциации экологических ниш в сообществах разных моделей.

Абиотическая S-модель представляет сообщества пациентов экстремальных условий. В таких сообществах практически нет конкуренции, и каждый из входящих в их состав видов подчиняется лишь собственным популяционным закономерностям.

Модели организации фитоценозов

Таблица 11

Модель	Вклад факторов организации						Пример
	Экотоп	Биотическая трансформация	Горизонтальные взаимоотношения	Вертикальные взаимоотношения	Интенсивность нарушений	Дифференциация ниш	
Абиотическая S	+++	+	+	+	+	+	Экстраординарные и арктические пустыни, водные сообщества
Биотическая S	+++	+++	+	+	+	++	Верховые болота
C-S	+++	++	+++	+	+	+++	Неморальные и борейские леса
G-B	+++	++	++	+++	++	++	Степи, саванны
CRS	+++	+	+	+	++	++	Послелесные луга
R	++	+	+	+	+++	+	Рудеральные и селетальные сообщества

Биотическая S-модель соответствует сообществам верховых болот, где крайняя олиготрофность и низкие значения реакции среды «почвенного» раствора связаны с деятельностью главного эдификатора-ценообразователя – сфагновых мхов.

C-S-модель объединяет лесные сообщества, в которых сочетаются виоленты-деревья и пациенты-травы, мхи или лишайники.

G-B-модель описывает растительные сообщества экосистем степей и саванн, где особенно важны крупные животные-фитофаги (модель названа по первым буквам слов grazer и brouser, указывающих на травоядных и веткоядных животных). При ослаблении влияния фитофагов эти экосистемы деградируют: саванна замещается ксерофитным редколесьем, а степи – сообществами степных кустарников.

CRS-модель соответствует сообществам вторичных злаковых, для которых умеренное нарушение является обязательным фактором поддержания стабильности. Наиболее типичный пример – послелесные луга класса Molinio-Arrhenatheretea, которые при отсутствии нарушений зарастают лесом и переходят в C-S-модель.

R-модель представляет сообщества, нормальным и обязательным фактором существования которых является повторяющееся нарушение. Кроме сететальных сообществ и рудеральных группировок первых стадий вторичных сукцессий, к сообществам с этим типом модели организации можно отнести начальные стадии первичных сукцессий на каменистых осыпях.

Модели представляют собой крайние точки осей пространства форм организации и связаны множеством переходов, что отражает существование уже рассмотренных вторичных стратегий и их пластичность. Так, тундры, в формировании структуры которых активно чувствуют экзогенные процессы, связанные с преобразованиями субстрата под влиянием мерзлотных процессов, могут быть рассмотрены как переходные между абиотической S-, CRS- и R-моделями, лесотундра – как экотон между абиотической S- и C-S-моделями; пастбищные сообщества, производные от мезофитных лугов, – как экотон между CRS-, G-B- и S-моделями и т.д.

7.4. Роль дифференциации (упаковки) ниш в сообществе

В разд. 4.1.2 были рассмотрены современные представления об экологической нише у растений.

Объединение в сообществе видов с разными экологическими нишами (т.е. «упаковка» видов) и раздел ими ресурсов (дифференциация ниш) – основной механизм снижения уровня конкуренции.

Это «выгодно» сообществу, поскольку расходы на противодействие конкуренту требуют дополнительной энергии, т.е. ведут к снижению продуктивности отдельных компонентов и всего сообщества в целом.

В современной НОР принцип дифференциации экологических ниш сменил идею коадаптации видов, которая была характерна для понимания природы растительного сообщества как дискретной единицы растительности.

Сообщества разных моделей различаются по степени дифференциации ниш. Наиболее развита она в сообществах лесов и наименее – в пустынях, рудеральных и сеgetальных сообществах, что объясняется обедненностью спектра типов эколого-фитоценологических стратегий, т.е. однотипностью способа выживания формирующих их видов (Shmida, Ellner, 1984). Это положение многократно подтверждалось экспериментально.

Яркие доказательства значимости дифференциации ниш в сообществах, объединяющих виды разных стратегий, привел В.Г.Онищенко (Onischenko, 1994), который исследовал взаимоотношения растений злаково-лишайниковых альпийских сообществ Северного Кавказа. В результате эксперимента с изоляцией корневых систем было выяснено, что основу сообщества альпийской пустоши составляют злаки, использующие почвенные ресурсы влаги и ЭМП, а не способные конкурировать с ними лишайники занимают иную нишу, питаясь за счет атмосферных осадков и содержащихся в них ЭМП. Они обитают в промежутках между злаками, которые в какой-то мере благоприятствуют их существованию, защищая от ветра, т.е. играют роль «нянь». Почвенные ресурсы под лишайниками используют корни злаков.

При формировании ниш растений и соответственно их дифференциации очень важна уже рассмотренная биотическая трансформация местообитаний, так как для пациентных видов реализованные ниши образуются под влиянием виолентов (эдикторов). Ниши для растений-паразитов и полупаразитов формируют растения-хозяева. В тропических лесах значительно число видов эпифитов, ниши которым также предоставляют деревья, хотя в этом случае такая ниша представляет собой только «дом» без обязательств обеспечения жилья «обедами» (Hietz, Hietz-Seifert, 1995).

Принцип дифференциации ниш используется и при создании поликультур (посевов и посадок из нескольких видов растений) в растениеводстве и лесоводстве. В состав поликультуры многолетних трав обычно включают 2–5 (реже до 10–15) видов

растений с разными нишами. Распространены и однолетние поликультуры, например посеvy кукурузы с подсолнечником, горохом, фасолью, соей, люпином. В ФРГ широко используют сидеральные поликультуры (т.е. смеси, урожай которых запахивается в почву как зеленое удобрение) из 5–10 видов трав, которые образуют большую биомассу за два месяца вегетации.

Белорусские исследователи («Регулирование роста, развития и питания растений в фитоценозах», 1982) показали наличие дифференциации ниш в смешанных посадках древесных культур: характер распределения корней деревьев отличается от того, который был отмечен в монокультуре. Наблюдалось как бы отталкивание корневых систем: у одной культуры она смещалась ближе к поверхности почвы, а у другой – в глубь почвенного профиля.

Исследователь пастбищ Средней Азии Н.Т.Нечаева и ее последователи (Нечаева, Мухаммедов, 1991) использовали принцип дифференциации ниш при создании в пустыне искусственных фитоценозов – «агропустынь» из видов местной флоры. Естественные пустынные фитоценозы состоят из 5–7 видов одной жизненной формы: деревьев, кустарников или трав. В «агропустынях» вместе выращиваются виды с разными жизненными формами, дифференцированные по экологическим нишам, что позволяет без удобрения и полива получать в 4–5 раз больший урожай зеленой массы, чем с природных фитоценозов.

ВЫВОДЫ

Растительное сообщество (фитоценоз) является условно однородной частью растительного континуума (непрерывности растительности). Эти представления были независимо сформулированы в России и США в начале столетия.

Виды ассоциируются в фитоценозы под влиянием разных факторов, главные из которых – экотоп, взаимоотношения растений (конкуренция, биотическая трансформация местообитания, взаимопомощь, аллелопатия), гетеротрофные организмы (животные, микоризные грибы, бактерии-симбиотрофы, различные паразитические организмы), нарушения. Вклад этих факторов в организацию разных фитоценозов различен. Для объяснения сосуществования видов во многих сообществах большое значение имеют представления о дифференциации экологических ниш.

Все это дает основание для прагматического понимания фитоценоза как однородного контура растительности вне зависимости от того, какие факторы объединили виды в сообщество. По соотношению роли разных факторов различаются модели организации фитоценозов.

Глава 8

ПРИЗНАКИ РАСТИТЕЛЬНОГО СООБЩЕСТВА

Фитоценозы различают не только по принципиальным моделям организации, но и по множеству внешних признаков: видовому составу, морфологической структуре, формам циклической динамики, продуктивности. Предваряя их рассмотрение, подчеркнем, что самый важный из них – видовой состав – наиболее тонко индицирует условия экотопа и продуктивность сообщества. Именно поэтому классификация растительных сообществ по флористическому составу оказалась перспективным направлением синтаксономии (см. разд. 10.2.3).

8.1. Видовое богатство

Видовое богатство (число видов на единицу площади) – важнейшая интегральная характеристика растительного сообщества и одна из форм общего биологического разнообразия, т.е. богатства экосистем видами. Это самая простая мера *альфа-разнообразия*, т.е. биологического разнообразия на уровне фитоценоза. Другие, более сложные способы оценки альфа-разнообразия учитывают не только число видов в фитоценозе, но и их количественное соотношение (H-функция, индекс Симпсона и др.). Используя эти индексы, можно показать, что при одинаковом числе видов более высокое альфа-разнообразие будет у того фитоценоза, в котором разные виды представлены не поровну, а в разном количестве (оно оценивается числом особей, их массой, проективным покрытием и т.д.). Однако информативность этих индексов не намного превышает простой показатель видового богатства (Whittaker, 1972).

Р.Маргалеф (Margalef, 1994) остроумно заметил, что видовое богатство в любом случае можно расположить между двумя крайними ситуациями: модель «Ноев ковчег» – видов очень много, но каждый из них представлен всего одной парой особей, и «чашка Петри» – микробиологическая культура, в которой представлено огромное число организмов одного вида.

8.1.1. Кривая «число видов/площадь»

Видовое богатство зависит от многих факторов, в первую очередь от размера учетной единицы, т.е. *масштаба измерения видового разнообразия*.

В мелком масштабе (1 дм²) наибольшее видовое разнообразие характерно для альварных лугов в Эстонии и Швеции (Zobel et al., 1996; van der Maarel, Sykes, 1993). Эти луга сформированы маленькими по размеру растениями, и потому даже на такой

учетной площадке уместается до 40 видов. В курских степях В.В.Алексин (1931, цит. по: Алексин, 1986) на 1 м² насчитывал до 100 видов.

В крупном масштабе (сотни квадратных метров) наиболее богаты видами тропические леса, где на 400 м² может произрастать до двух тысяч видов деревьев, лиан и эпифитов.

Традиционно зависимость видового богатства от площади выявляют с помощью вписанных друг в друга квадратных или круглых площадок увеличивающегося размера. Таким образом строится кривая «число видов/площадь». В большинстве случаев при заложении в фитоценозах «матрешек» – площадок размером 0,1; 0,25; 1; 4; 9; 16; 25; 100 м² и т.д. – полученные кривые вначале резко поднимаются вверх, а потом постепенно переходят на плато. Начало перехода на плато показывает, что на площадке этого размера в основном выявлены все виды фитоценоза. При однородной растительности чем богаче видами фитоценоз, тем меньше размер площади, при котором кривая выходит на плато.

Размер учетной единицы, при котором происходит «перелом» кривой (хотя не всегда четко выраженный), называется *минимальным ареалом*. Пробную площадку этого размера фитоценологи используют при выполнении геоботанических описаний.

На рис. 7 приведены кривые «число видов/площадь» для разных типов растительности Монголии. Для бедных видами

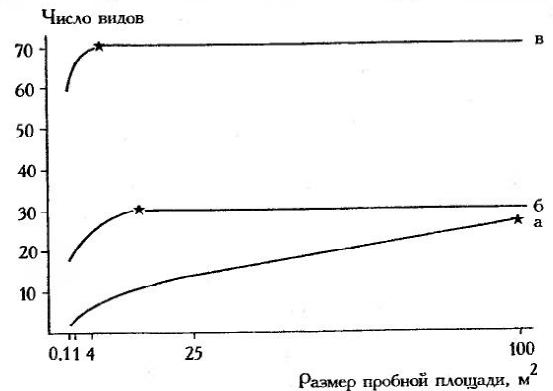


Рис. 7. Кривые «число видов/площадь» для пустыни (а), а также луговой (б), степей (в); точка * соответствует минимальному ареалу

фитоценозов пустынь пробная площадь не может быть меньше 100 м², но не может быть и больше, так как в этом случае ее трудно встроить в достаточно пеструю растительность. Степные фитоценозы, где на 100 м² произрастает 20–40 видов, целесообразно описывать на площадках размером 25 м², богатые видами (свыше 40 на 100 м²) фитоценозы лугов и луговых степей – на площадках 4 м². Моховые фитоценозы удобно изучать на площадках размером 1 дм² (Baisheva et al., 1994).

8.1.2. Гипотезы объяснения видового богатства

Размер площади учета – это субъективный фактор, влияющий на оценку видового богатства изучаемого фитоценоза, поскольку ее размер исследователь выбирает сам. Объективные факторы, определяющие число видов в фитоценозе, многочисленны и сложно взаимодействуют, что дало основание Р.Уиттекеру (1980) писать о том, что видовое богатство – наиболее трудно прогнозируемая характеристика фитоценоза.

Именно большое число факторов, влияющих на видовое богатство (и соответственно разнообразие моделей организации фитоценозов), привело к поразительному многообразию гипотез объяснения этого феномена. Так, М. Пилмер (Palmer, 1994) приводит 120 гипотез.

Рассмотрим факторы, которые влияют на видовое богатство сообществ.

Флора, или "пул", видов, т.е. потенциальный запас видов в данном районе, общее богатство флоры, из состава которой могут отбираться виды для формирования того или иного сообщества. Роль этого фактора подчеркивал основоположник эстонской школы НОР Т.Липпмаа (Lippmaa, 1939). Для всех естественных или полустественных сообществ этот фактор – главная предпосылка формирования сообществ. В то же время для сообществ R-модели, которые формируются в условиях интенсивных нарушений, роль пула естественной флоры сравнительно невелика, так как основу таких сообществ сплошь и рядом составляют адвентивные виды с широкими ареалами.

Экологический объем местообитаний, который определяется благоприятностью условий для произрастания растений, формирующих фитоценоз. Если местообитание благоприятно, почвы достаточно влажные, богаты ЭМП и имеют близкую к нормальной реакцию среды, а климат мягкий, то в таком местообитании в одном фитоценозе потенциально могут произрастать многие виды, т.е. оно имеет большой экологический объем. В экстремальных условиях экологический объем местообитаний мал (экстрааридная пустыня, солончак, водоем и т.д.), и потен-

циально может расти небольшое число видов, они будут представлять S-стратегов.

Переменность режимов экологической среды. Роль этого фактора подчеркивает Ю.Э.Романовский (1992), который считает важным фактором сосуществования видов и повышения видового богатства флуктуации условий среды экотопа. Он пишет о том, что «...количество сосуществующих видов может быть безгранично велико независимо от интенсивности конкуренции, если численность составляющих сообщество видов и лимитирующие ресурсы находятся в колебательном режиме» (с. 140). Переменность факторов среды характерна для многих экотопов, в первую очередь для сообществ лугов и степей, которые и отличаются высоким видовым богатством (включая альварные луга).

Стратегический спектр видов. Если условия местообитания суровые, то его экологический объем будет невелик и очевидно, что в фитоценозе будет преобладать пациенты. Но если условия среды благоприятны, то в составе фитоценоза может быть (или не быть) виолент. При наличии виолента видовое богатство резко снижается. Мы уже говорили о мертвопокровных буковых лесах и бедных видами фитоценозах тростника в дельтах рек. В этих условиях проявляется известный в экологии феномен обратной связи продуктивности и видового богатства (Mitchley et al., 1996; Гиляров, 1996). Если виолент отсутствует, то экологические ресурсы могут быть разделены между разными видами за счет дифференциации экологических ниш и видовое богатство будет высоким, как, например, в луговых степях.

Режим нарушений. Умеренный режим нарушений препятствует усилению роли виолентов, и видовое разнообразие фитоценозов повышается (Aguilar Silva et al., 1996). В травяном покрове широколиственного леса, который умеренно посещается отдыхающими, видов больше, чем в заповедном лесу, где большую часть пространства ниш захватывает сныть. Если нагрузка нарушающего фактора будет высокой, то видовое богатство фитоценоза снизится, причем при периодическом действии фактора (нарушение типа «puls» – вспашка, проход техники, разрушающей растительный покров, и др.) преобладание получат эксплеренты, а при постоянном нарушении типа «press» (интенсивный выпас) – пациенты. Соответственно сильная нагрузка может повысить видовое богатство только в сообществах R-модели.

«Карусели» (van der Maarel, Sykes, 1993), т.е. формы циклической динамики, позволяющей нескольким видам поочередно занимать в фитоценозе одну и ту же экологическую нишу. Эти процессы возможны только в достаточно благоприятных

условиях и при отсутствии сильных нарушений (R-модель), хотя в условиях сфагновых болот (биотическая S-модель) они также важны вследствие формирования различных микроместообитаний (кочки, склоны, которые имеют разный гидротермический режим, мочажины, гряды и т.д.). При «каруселях» проявляется общий экологический феномен: стабильность в макромасштабе – это сумма нестабильностей в микромасштабе (концепция динамики пятен – Patch dynamics) (White, Pickett, 1985).

Время (возраст сообщества). Это универсальный фактор, проявляющийся в сообществе любой модели, однако роль его различна, как и различна шкала времени. В сообществах R-модели видовое богатство нарастает в шкале месяцев и лет, а в естественных климаксовых сообществах – по шкале геологического времени. Так, Р.Уиттекер (1980) сравнивал видовое богатство сообществ-аналогов на серпентинитах. Эти сообщества расположены на территориях, которые подвергались и не подвергались оледенению. Видовое богатство сообществ в районах, не испытавших влияния ледника, было в 2 раза выше.

Кроме фактора «время», на обогащение сообщества видами влияет и его удаленность от источника пополнения видового состава. Для изолированных сообществ, расположенных на высокогорных участках или на удаленных друг от друга полянах в большом массиве леса, применимы подходы «островной биогеографии» (MacArthur, Wilson, 1967), которые использовал В. Акатов (1999) при анализе растительности высокогорий Кавказа.

Интенсивность поступления диаспор на «остров» связана с так называемым «масс-эффектом» (Shmida, Ellner, 1984; Opirchenko, 1996): семена доминирующих видов имеют больше шансов сформировать полноценную популяцию на «острове», чем малообильные виды с небольшой семенной продукцией.

Таким образом, видовой пул и время могут взаимодействовать с расстоянием от источника диаспор и массовостью видов, поставляющих диаспоры.

Следует заметить, что выявление факторов, определяющих видовое разнообразие, зависит от масштаба оценки феномена. В частности, возможна ситуация, когда в мелком масштабе главным фактором является ценотический характер доминантов, а в крупном – условия экотопа (Singh et al., 1996).

8.1.3. Градиенты видового богатства

Все перечисленные факторы формирования видового богатства взаимодействуют, что объясняет сложность прогноза этой характеристики сообществ.

Р.Уиттекер (1980) пишет о главных географических широтных и высотных градиентах видового разнообразия, которое нарастает от высоких широт к низким и от высокогорий к равнинам. Однако его формулировка слишком обобщенная. Так, Н.В.Матвеева (1995), исследовавшая тундры полуострова Таймыр, выявила их замечательно высокое видовое богатство: на площадках 100 м² в условиях плакорных тундр, сообщества которых исторически наиболее адаптированы к климатическому комплексу, в разных подзонах было обнаружено от 110 до 180 видов, в том числе 50–60 видов цветковых, столько же лишайников и 40–50 видов мхов. Даже на 1 дм² число видов достигало 25!

Уменьшение видового богатства от низких высотных уровней в направлении высокогорий – также достаточно частная закономерность, которая характеризует вертикальную поясность в горах средней полосы с благоприятным климатом. В условиях пустынь (к примеру, в горах Хангая или Алтая в Монголии) изменение видового богатства подчиняется параболической кривой с максимумом в средней части градиента.

Весьма интересен вывод Р.Уиттекера об известной независимости изменения богатства сообществ видами, относящимися к разным жизненным формам. Так, на градиенте север-юг (т.е. от Арктики к тропикам) нарастает число видов деревьев, но уменьшается число видов трав. Это отражает как раз удачность системы жизненных форм К.Раункиера и возможность выводить «нормальные спектры» жизненных форм разных вариантов зональной растительности.

Как правило, при автогенных сукцессиях (см. разд. 9.3.1) видовое богатство увеличивается, однако пик его приходится на предклимаксовое состояние. В климаксовых сообществах число видов может несколько уменьшиться за счет выпадения серийных видов и усиления виолентов.

Видовое богатство разных растительных сообществ на площадках, соответствующих минимальному ареалу, изменяется в очень широких пределах: от 1–2 видов (в прибрежно-водной или водной растительности, в пустынях или на злостном содовом солончаке) до 1000 видов (в тропическом лесу).

Основные типы фитоценозов средней полосы России имеют следующее видовое богатство:

Тип	Число видов
Сенокосные луга.....	40–60
Пастбищные луга.....	20–30
Сенокосные степи.....	70–90
Пастбищные степи.....	20–40
Сегетальные пашенные сообщества.....	10–20

Рудеральные сообщества.....	5-15
Широколиственный лес.....	25-40
Хвойный лес.....	15-25
Низинные травяные болота и сфагновые болота.....	10-20

(с учетом мхов видовое богатство сфагновых болот примерно в два раза выше).

В целом в современной растительности наблюдается тенденция снижения видового богатства фитоценозов из-за усиливающегося влияния на них человека (т.е. влияния антропогенного пресса). Поэтому многие виды растений находятся в угрожаемом положении.

Из рис. 8, где показано изменение видового богатства травяной растительности поймы в нижнем течении Волги и окружающих ее зональных пустынно-степных фитоценозов, нетрудно увидеть, что оно снижается при увеличении засоления почв и их переувлажнении. Поэтому число видов минимально в

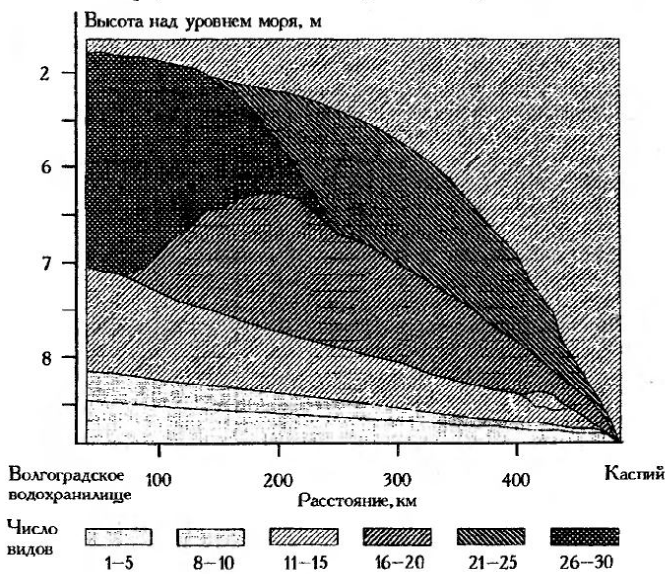


Рис. 8. Изменение альфа-разнообразия сообществ (числа видов на 100 м²) поймы в нижнем течении Волги (по данным Голуба, 1986)

водных и прибрежно-водных сообществах (нижняя часть рисунка) и максимально у луговых фитоценозов. Низким видовым разнообразием характеризуются и окружающие пойму пустынно-степные сообщества пастбищ.

В целом альфа-разнообразие фитоценозов поймы Волги и окружающих ее пространств достаточно низкое из-за жестких условий местообитаний, которые обусловлены резким пересыханием почв во второй половине лета, засолением или избытком влаги. Снижает видовое богатство и достаточно сильный выпас, который проводится на большей части долины.

8.2. Структура (синморфология)

Синморфология – раздел фитоценологии о пространственном взаиморасположении растений (и их частей) в растительном сообществе, т.е. о физиогномике на уровне сообществ. Синморфология изучает вертикальную и горизонтальную структуры сообществ.

8.2.1. Вертикальная структура

Разновысотность растений и «разноглубинность» (различия в распределении корневых систем по почвенному профилю у разных видов) – важные оси дифференциации экологических ниш в фитоценозе. В сомкнутом фитоценозе на разной высоте различается режим освещения, на разной глубине – режимы увлажнения и засоления, а также содержание ЭМП в почвенном растворе. Существуют два основных полярных варианта разновысотности: *ярусность*, когда на глаз видно расчленение фитоценоза по вертикали на достаточно четко ограниченные слои-ярусы, и *вертикальный континуум*, когда такие слои в фитоценозе не различаются. В подземной части фитоценоза, как указывает Т.А.Работнов (1992), ярусы распределения подземных органов, за очень редким исключением, не наблюдаются.

Ярусность характерна для лесов умеренной полосы, где четко различаются слои деревьев, подлеска и подроста, травяной или травяно-кустарниковый, моховой или лишайниково-моховой. Однако в природе ярусность в целом встречается реже, чем вертикальный континуум, классическим примером которого является вертикальная структура тропического леса. Континуальна вертикальная структура луговых и степных травостоев, реже в этих фитоценозах отмечается нечеткая размытая ярусность. В фитоценозах, где ярусности нет или она выражена недостаточно четко, вертикальный континуум может подразделяться на условные слои – *фитоценозические го-*

ризомы, число которых зависит от задач исследования. При детальном изучении распределения по вертикали фитомассы в травяных фитоценозах (например, для определения того, какая часть травостоя окажется выше линии скармливания или может быть использована определенным видом животного на пастбище) растения последовательно срезают с шагом всего 5 см, а в тропических лесах, где высота древостоя может достигать 30 м, для изучения количества листьев, распределения видов фауны и т.д., бывает достаточно выделить 4–5 слоев.

В 50–60-х годах имели хождение две трактовки яруса: биологическая и морфологическая (Шенников, 1964). При биологическом понимании к ярусу относятся только те виды, которые присутствуют в нем во взрослом состоянии. Например, мелкое возобновление и подрост дуба не включаются ни в ярус трав, ни в ярус подлеска, для них выделяются специальные пологи. При *морфологическом* понимании, независимо от возраста и жизненной формы, каждое растение относят к тому ярусу, в котором оно зафиксировано на момент наблюдения. Несмотря на формализм такое понимание яруса более удобно и имеет тот же прагматический оттенок, что и современная трактовка фитоценоза как любой условно однородной части растительного континуума.

Универсальной синтетической характеристикой вертикальной структуры фитоценоза, которая может использоваться для фитоценозов как с ярусами, так и с вертикальным континуумом, является *индекс листовой поверхности* (ИЛП) – отношение площади поверхности листьев к площади поверхности почвы, над которой они находятся. У разомкнутых сообществ пустынь ИЛП составляет доли единицы, у большинства луговых фитоценозов 4–6. В еловом лесу ИЛП может достигать 12, т.е. на 1 га леса приходится 12 га листовой поверхности (Работнов, 1992).

Разная глубина проникновения корневых систем и различия в распределении основной массы корней характерны для всех фитоценозов, хотя у сообществ умеренной полосы зона корневого максимума многих видов расположена на глубине 0–30 см. В то же время даже в луговом фитоценозе корни *Medicago falcata* или *Rumex confertus* могут углубляться в почву на несколько метров. В растительности аридных территорий большую роль играют фреатофиты – растения с глубокой корневой системой, достигающей грунтовых вод (например, *Alhagi pseudalhagi*, *Phragmites australis* и др.). Эти виды используются для индикации уровня грунтовых вод при выборе места для бурения скважин.

Разная глубина проникновения корней – яркий пример дифференциации экологических ниш. Так, в солонцеватых степях в верхнем надсолонцовом слое расположены корни растений-галофитов (типчак, ковылей, степного разнотравья и бобовых), а в солонцовом горизонте – корни галофитов, таких как представители рода *Limonium* или *Artemisia lerchiana*. Мы уже говорили о сообществах саксаула (*Haloxylop ammodendron*) и тростника в Гоби, в которых злак с более глубокой корневой системой использует грунтовые воды, недоступные саксаулу.

Совмещение в одном посеве растений с разными высотой и глубиной корневых систем используется в сельском хозяйстве. Например, сидеральные культуры (виды из семейств Fabaceae, Brassicaceae) с более глубокими, чем у зерновых злаков корневые системами могут возвращать в горизонт распространения корней пшеницы или кукурузы ЭМП удобрений, вымытых в глубь почвы. Такую же функцию в посевах выполняют сорные растения, поэтому, если количество сорняков не превышает порога вредности (т.е. того количества, начиная с которого происходит существенное снижение урожая), их наличие в агрофитоценозе полезно. Они не только возвращают в пахотный горизонт вымытые в глубь почвы удобрения, но и накапливают в своих запасающих органах вносимые удобрения. При перегнивании их запасающих органов ЭМП возвращаются в почвенный раствор.

Мы уже упоминали о работах Н.Т.Нечаевой о создании «агропустынь» – искусственных многовидовых продуктивных фитоценозов из представителей местной флоры (иногда улучшенных селекцией). Основной принцип конструирования этих фитоценозов – подбор видов разной высоты (деревья, кустарники, кустарнички, травы) и с различной глубиной корневых систем, чтобы обеспечить более полное использование ресурсов солнечного света и почвы.

В лесоводстве чаще применяют многоярусные поликультуры – посадки из 2–3 видов древесных растений. Они не только полнее используют ресурсы света и почвы, но и устойчивее к вредителям и болезням, а следовательно, быстрее накапливают древесную массу и лучше регулируют газовый состав атмосферы.

8.2.2. Горизонтальная структура

Регулярное и случайное распределения популяций в фитоценозах встречаются довольно редко. Чаще всего популяции распределены случайно и образуют группы, однако, как пра-

вило, в итоге суммирования неслучайных распределений популяций складывается случайная горизонтальная структура фитоценоза.

В некоторых случаях в горизонтальной структуре фитоценоза выявляются закономерно повторяющиеся пятна, различающиеся составом видов или их количественным соотношением, связанным с фитоценоотическими причинами. Эти пятна называются *микроруппировками* (Ярошенко, 1961).

Сообщество, в котором выражены микроруппировки, называется *мозаичным*. У мозаичности как варианта горизонтальной структуры фитоценоза есть две главных особенности.

1. Мозаичность обусловлена фитоценоотическими причинами, т.е. биотической трансформацией условий пятна при жизнедеятельности самих растений. Различия микроруппировок могут быть связаны с мелкими неоднородностями среды, повлиявшими, например, на распределение всходов того или иного вида, но при развитии микроруппировок эти различия сглаживаются влиянием самих растений. Инициировать формирование мозаичности могут и последствия влияния животных, например пятна фекалий на пастбищах (Singh et al., 1996).

2. В мозаичных фитоценозах формируются закономерно повторяющиеся сочетания видов – микроруппировки, которые как и фитоценозы, составляют континуум и различаются среднестатистически. Это означает, что при сравнении двух разных типов микроруппировок две выборки из них (по 10 или 20 микроруппировок каждого типа) покажут статистически достоверные различия покрытия, массы или постоянства хотя бы нескольких видов.

Мозаичность следует отличать от *нестроенности* фитоценоза, когда микроруппировки не выражены и неоднородность носит случайный характер (имеет место абсолютный внутриценоотический пространственный континуум), и от *комплексности растительности* (см. § 13.3). При комплексности пятна, аналогичные микроруппировкам, возникают из-за исходной неоднородности условий среды. Примером могут служить пятна солончаков в Прикаспийской пустыне, где на фоне полыни черной (*Artemisia rauciflora*) формируются пятна полыни белой (*Artemisia lerchiana*), или неоднородность растительности на южных склонах гор, где чередуются небольшие участки с почвой разной мощности и различными содержанием щебня.

Различают следующие варианты мозаичности фитоценозов (Работнов, 1984; Миркин, 1985).

Регенерационные мозаики – неоднородность фитоценоза, связанная с возобновительным процессом и уже упоминавшейся

«моделью карусели» (van der Maarel, Sykes, 1993). Она описывает поочередное пребывание в одной нише нескольких видов, причем различные части фитоценоза находятся на разных фазах «карусели», и поэтому его общий видовой состав остается постоянным.

Масштаб пространственной выраженности этого процесса в травянистых фитоценозах измеряется сантиметрами и дециметрами, а в лесах он достигает десятков и сотен метров. При выпадении деревьев в лесу образуются «окна» (гэпы – gaps), зарастающие видами, специально приспособленными к такому «ремонт» древостоев. Это наиболее характерно для тропических лесов, в которых существуют две группы видов: *дриады* – основные виды и *номады* – виды, которые временно поселяются в «окнах» и под их пологом постепенно восстанавливаются дриады.

У номад формируется банк семян, а у дриад – банк проростков, т.е. всходов, которые подолгу не идут в рост, дожидаясь образования «окна». Впрочем, сплошь и рядом «окна» могут быть заполнены теми же растениями, что составляют основу постоянного яруса, т.е. без разделения на дриады и номады. Таким образом, и в этом случае мы сталкиваемся с вариантом континуума от четкого цикла дриады – номады и до полного отсутствия дифференциации на виды «окон» и основного яруса (Коротков, 1991; Liu Quinghong, Hytteborn, 1991; Rebertus, Veblen, 1993; Onipchenko, Rabotnov 1994; Midgley et al., 1995 и др.). На мозаику «окон» влияет также их размер. Отмечается стохастическая природа «окон»-мозаик и их соответствие марковским цепям (Lertsman, 1995).

В тайге «окна» зарастают березой, ольхой и ивами, играющими роль растений-«нянь» для ели.

Клоновые мозаики – неоднородность фитоценоза, связанная с вегетативным размножением растений. Полное описание клоновых мозаик для папоротника *Pteridium aquilinum* сделал английский ботаник А.Вотт (A.Watt), его работы на русском языке обобщил И.Науялис (1980).

Папоротник разрастается круглым пятном; постепенно, вследствие старения, его продуктивность в центральной части пятна снижается, и уменьшается мощность подстилки, защищающей корневища от мороза. В результате в центре пятна папоротник вытесняется злаками – микроруппировка имеет вид кольца из папоротника, внутри которого растут злаки. Постепенно кольцо распадается на отдельные части, которые в свою очередь разрастаются в новые круглые клоны со стареющей центральной частью, и т.д. (см. также § 5.7).

Из куртин стесных кустарников также формируются микрогруппировки. Так, в Монголии кустарник *Saragana microphylla* разрастается круглыми куртинами, диаметр которых увеличивается с возрастом. Внутри куртины скапливаются эоловые наносы, образуя холмик, на котором поселяются рудеральные растения. Лучше всего в такой микрогруппировке растет *Stipa krylovii*, так как именно он находит там защиту от пасущихся животных.

Чешские исследователи (Herben et al., 1993) назвали виды, способные разрастаться и формировать клоновые мозаики, «партизанами», противопоставив их видам «сидням», длительное время произрастающим в одном и том же месте в фитоценозе (его называют *микросайтом*, или *микроместообитанием*).

Фитоземнотрифонментальные мозаики – неоднородность фитоценоза, связанная с изменением среды одним из видов и реагированием на это изменение других видов. Как правило, основным фактором формирования мозаичности выступает бобовое растение, так как симбиотически связанные с ним азотфиксирующие бактерии повышают содержание азота в почве.

Были описаны микрогруппировки, образованные *Trifolium montanum* в Башкортостане в пойме реки Белой. Внутри круглых пятен клевера диаметром 5–7 м в результате конкуренции за свет подавлены злаки, и разнотравье. Вокруг пятен клевера – центра – густым ободом разрастаются злаки: *Poa angustifolia*, *Festuca valesiaca* и *Koeleria delavignei*, которые за счет латерально ориентированных корней, заходящих в пятно клевера, пользуются азотом, не испытывая сильной конкуренции за свет и влагу. Между пятнами из центра и обода злаки, бобовые и разнотравье растут примерно в одинаковом соотношении.

Аллелопатические мозаики встречаются редко, поскольку, как уже отмечалось, аллелопатические эффекты могут стать главным фактором организации фитоценоза лишь в исключительных случаях. Из описанных вариантов аллелопатических мозаик наиболее интересны мозаики шалфейного скраба в Северной Америке.

В скрабе среди пышной травяной растительности разбросаны куртины колючих кустарников из рода *Salvia*. В шалфейном скрабе, изученном Г.Муллером (Muller, 1965, 1966 и др., цит. по: Работнов, 1992), вокруг куртин шалфея, который выделяет сильно пахнущие летучие ароматические вещества, образуются незанятые растительностью «пролысины».

Периодически в скрабе происходят пожары, после которых формируется равномерный покров травяной растительности.

Шалфей адаптирован к пожарам и через 5–7 лет восстанавливается из сохранившихся в почве корневищ, и вокруг его разрастающихся куртин вновь образуются «пролысины».

Т.А.Работнов (1992) считает, что фактором формирования этой мозаичности может быть и конкуренция за ресурсы почвенного питания, для исключения которой нужно было провести обрезку корней, но этого сделано не было.

Зоогенные мозаики формируются в результате воздействия животных. Это внешний фактор для фитоценоза, и при достаточно длительном последствии его образуется комплексность (типичный пример – пятна рудеральной растительности на пороях грызунов). Однако если животные формируют неоднородность среды, которая в течение 3–5 лет исчезает, то может возникнуть мозаика по типу «зоогенной карусели». Пример такой «карусели» – растительность на пятнах экскрементов крупных фитофагов.

Микрогруппировки на таких пятнах имеют обедненный видовой состав с преобладанием эндозоохорно распространяемых видов однолетних злаков (Malo, Suárez, 1995).

Микрогруппировки изменчивы. Мы уже говорили о динамике микрогруппировок с орляком и смене в «окнах» тропического леса наomad дриадами. Постоянно сменяются виды и в травяных фитоценозах в соответствии с моделью «карусели» (van der Maarel, Sykes, 1993).

При «карусели» микрогруппировки не всегда различаются на глаз, так как она образуется в масштабе нескольких десятков сантиметров, и выявить ее можно только при детальном стационарном исследовании, поскольку рядом могут находиться разные стадии «карусели». Авторы модели «карусели» очень образно сравнили процессы регенерационной динамики сообществ с фугой, когда в разных голосах поочередно проходит одна и та же музыкальная тема.

Но нет правил без исключений. Иногда при «карусели» сформированные микрогруппировки видны четко. Р.Теркингтон (Turkington, 1979; Turkington, Harper, 1979) выполнил уникальные исследования динамики микрогруппировки *Trifolium repens* и *Lolium repens* и выяснил, что постоянное сообитание этих двух видов связано с дифференциацией их экологических ниш. Райграс образует плотную дернину, а клевер – рыхлый куст, который позволяет ему занять свободное от дернины пространство. Сезонные циклы видов дополняют друг друга: райграс имеет два пика роста листьев – весной и в конце лета, а клевер – один, как раз в промежутке между ними.

Таким образом, любые формы мозаичности фитоценозов – это, в конечном итоге, отражение модели «карусели». В ре-

зультате «карусели» могут образоваться повторяющиеся микрогруппировки, которые после определенного времени существования переходят друг в друга.

Феномен мозаичности используется, хотя и сравнительно редко, в луговодстве (Дохман, 1979). Обычно при сплошном посеве травосмеси из злаков и бобовых в первые два года разрастаются бобовые, а злаки подавляются, поэтому приходится увеличивать количество семян злаков в высеваемой смеси. Однако позднее раскустившиеся злаки начинают вытеснять бобовые из травостоя.

Опыт создания мозаичных посевов из чередующихся полос злаков и бобовых или расположенных в шахматном порядке клеток (размером 4 м²) злаков и бобовых оказывает, что эти посевы устойчивее и продуктивнее, чем сплошные (Сидоренко и др., 1992).

8.2.3. Синузии

Части фитоценоза называются *мезоценозами*. Из них в НОР чаще всего используются *синузии* – ярусы, сформированные растениями разных жизненных форм (деревьями, кустарниками, травами, мхами). Это понятие пришло в фитоценологию благодаря шведским и эстонским ученым – Х.Гамсу (H.Gams), Т.Липпмаа (T.Lippmaa), Х.Трассу (1964), и широко использовалось в 50–60-х годах.

Ярусы-синузии обладают определенной независимостью. Так, травяной ярус широколиственного леса с преобладанием сныти может быть встречен под дубовым, липовым или кленовым древостоем, поскольку главный фактор взаимоотношений травяного и древесного ярусов – затенение деревьями. Именно поэтому Т.Липпмаа предлагал классифицировать не фитоценозы, а синузии.

В современной литературе синузиальный подход довольно редок, хотя и используется (Gillet, Gallandat, 1996). Избегают синузиального подхода даже бриологи и лишайники при изучении «сообществ в сообществах» – лишайников и мхов в лесах. Эти моховые и лишайниковые совокупности классифицируются как сообщества, существуют специальные разделы фитоценологии – «бриосинтаксономия» и «лихеносинтаксономия».

В большинстве случаев достаточно использовать понятие «ярус».

8.3. Циклические изменения структуры

Растительное сообщество постоянно изменяется во времени, подстраивая свою структуру и функцию под изменения условий среды – суточные, сезонные, многолетние. На временную

структуру фитоценоза влияют ритмы развития отдельных видов (периодичность цветения, плодоношения и т.д.).

Суточные ритмы слабо воздействуют на большинство растительных сообществ. Так, у некоторых растений (*Lactuca tatarica*, виды р.*Trifolium*) в течение суток изменяется угол наклона листьев; у туранговых тополей (*Populus diversifolia*, *P. pugnosa*), растущих в поймах среднеазиатских рек, изменяется положение листовых пластинок, которые во время солнцепека повернуты к солнечным лучам ребром, а утром и вечером – широкой стороной.

Существенные суточные изменения характеристик сообществ отмечаются только у пресноводного планктона: днем водоросли располагаются на глубине 1–2 м, а при снижении освещенности (вечером и утром) концентрируются в приповерхностном слое.

Значительно большее значение для наземных фитоценозов имеет сезонная и многолетняя изменчивость окружающей среды.

8.3.1. Сезонные (фенологические) изменения

При смене времен года происходит перестройка структуры растительных сообществ. Виды, имеющие сходный сезонный ритм развития, представляют один *феноритмотип*. При совмещении в одном сообществе видов разных феноритмотипов его внешний облик многократно изменяется в течение вегетационного периода, т.е. происходит смена аспектов.

Представление о феноритмотипах разрабатывалось И.В.Борисовой (1972) и Я.Баркманом (Barckman, 1988). Так, Баркман предлагал различать следующие феноритмотипы:

А. Вечнозеленые растения.

1. Вегетативный рост происходит в основном осенью, реже – весной (мхи и лишайники, исключая сфагнум).

2. Вегетативный рост происходит весной и летом (*Riccella*, *Empetrum*, *Pinus*, *Equisetum hiemale*, *Sphagnum*, *Calluna*).

Б. Полувечнозеленые растения.

3. Зеленые вплоть до морозов и во время морозов, если зима мягкая (*Stellaria media*, *Taraxacum*, *Bromopsis inermis*, *Verbascum*).

4. Листопадные, но сбрасывающие листву на 1–2 месяца (*Anthriscus*, *Corydalis claviculata*).

5. Листопадные, но сохраняющие ветви без листьев зелеными и способными к фотосинтезу (*Cornus mas*, *Vaccinium myrtillus*, *Euonymus*).

В. Зимне-зеленые (ксерофитные листопадные).

6. Зимние однолетники (*Cerastium semidecandrum*, *Phleum arenarium*).

Г. Весенне-зеленые (теневые листопадные).

7. Многолетние геофиты, сбрасывающие листья перед наступлением лета (*Galanthus*, *Anemone nemorosa*, *Scilla verna*).

Д. Весенне-летне-зеленые (холодные листопадные).

8. Зеленые от марта до сентября-ноября (*Acer negundo*, *Nardus*, *Arctium*, *Colchicum*).

Е. Летне-зеленые (холодные листопадные).

9. Зеленые с мая по июнь (*Rhynchospora*, *Molinia*).

Например, в широколиственных лесах смена аспектов происходит весной: в напочвенном покрове представлены эфемероиды («подснежники») видов р. *Anemone*, *Corudalis solida*, *Gagea lutea*, *Ficaria verna*, которые отцветают до распускания листьев на деревьях. В разное время зацветают виды лугов и степей. В заповеднике «Стрелецкая степь», где охраняются участки северных луговых степей на черноземах, поочередно зацветают *Pulsatilla patens* с фиолетовыми цветками, *Adonis vernalis* – с желтыми, *Salvia pratensis* – с синими и т.д. (Алехин, 1986).

Разновременное цветение – одно из проявлений дифференциации экологических ниш, снижающей конкуренцию между видами.

В фенологических изменениях фитоценозов отражаются их адаптации к климату и почвенным условиям (Голубев, 1959, 1973). Так, для тундр характерны островершинные кривые цветения, для степей – двухвершинные (с уменьшением числа цветущих видов в период летней засухи), для широколиственных лесов – плосковершинные и т.д.

Фенологические наблюдения за растительностью являются одним из наиболее распространенных вариантов стационарных исследований. Сопоставляя кривую цветения (рис. 9б) и фенологические спектры (графические фигуры, показывающие очередность и продолжительность цветения видов – рис. 9а), фенологи оценивают климатические особенности конкретного года и динамику климата в разные годы.

Фенологические наблюдения позволяют составлять графики пастбищного использования травостоев или их скашивания, так как с фенофазой растений связаны их урожайность, качество корма и отавность.

8.3.2. Разногодичные изменения (флюктуации)

Термином «флюктуация» обозначают разногодичные изменения фитоценозов. Флюктуации вызываются различными факторами – внешними и внутренними по отношению к фитоценозу; продолжительность их цикла не превышает 10 лет (более

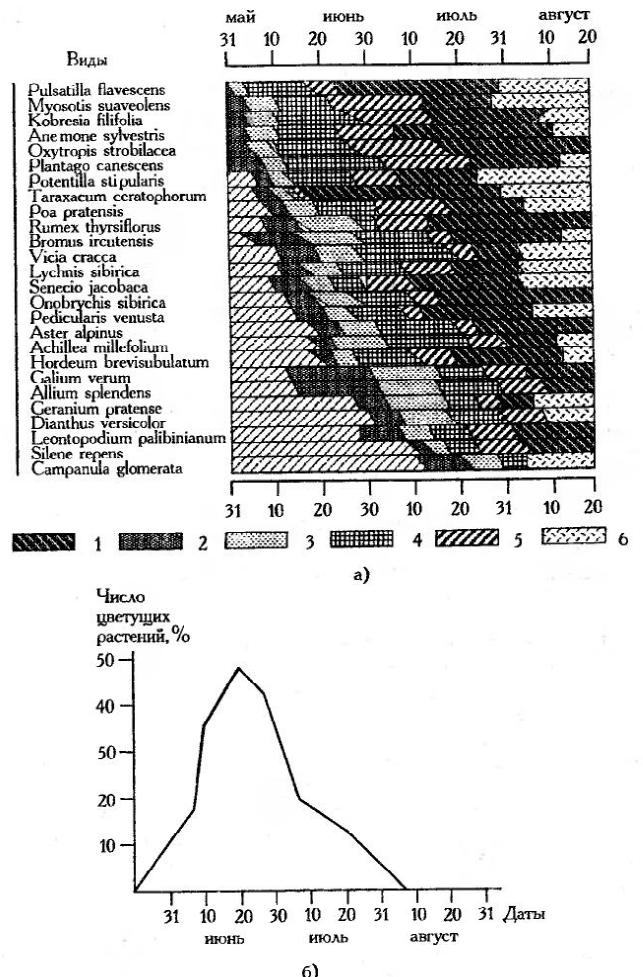


Рис. 9. Фенологический спектр (а) и кривая цветения растений (б) остепененного луга в пойме реки Лены (по Кононову, 1982): 1 – вегетация, 2 – бутонизация, 3 – цветение, 4 – созревание плодов и семян, 5 – осыпание плодов и семян, 6 – отмирание

длительные циклические изменения рассматриваются как циклические сукцессии).

Т.А.Работнов (1992) предлагает различать следующие типы флюктуаций.

Экотопические (климатогенные) флюктуации. Это наиболее обычный тип флюктуаций. В результате их облик луговых фитоценозов может изменяться до неузнаваемости. Например, урожайность пойменного луга на гриве в долине реки Белой в лесостепной зоне в разные годы меняется в 10 раз. Во влажный год (высокий паводок, обильные осадки) в послепаводковый период она достигает 40 ц/га сена, и в травостое преобладает разнотравье – виды родов *Filipendula* и *Thalictrum*, *Geranium pratense*, *Sanguisorba officinalis* и др. В сухой год урожайность снижается до 4 ц/га и травостой представлен *Festuca valesiaca* и *Poa angustifolia*. Большая часть растений луга остается в покоящемся состоянии.

Аналогичные явления имеют место и на суходольных лугах. Так, в год засухи на горных лугах Южного Урала из 46 видов, которые были зарегистрированы на наблюдаемом участке луга в благоприятный год, отмечалось лишь 14, и урожайность снизилась также в 10 раз.

Экотопические флюктуации фитоценозов у северной границы степей приводят к тому, что (при однократном учете) во влажный год граница может сместиться на юг, а в сухой – на север (луга и степи различаются соотношением в фитоценозах мезофитного разнотравья и дерновинных злаков – типчака, ковылей, тонконога). В экстремальные годы граница может сместиться на 100 км. Эти изменения облика фитоценозов в разные годы способствовали отказу от классификации травяных фитоценозов по составу обильных видов (доминантов, см. разд. 10.2.1). В различные годы в одном и том же фитоценозе обильными бывают разные виды, иными словами, фитоценоз остается все тем же, он лишь находится в разных флюктуационных состояниях.

Экотопические флюктуации имеют место и в пустынных фитоценозах. В них периодически в благоприятные периоды года массово развиваются однолетники-эксплеренты (см. разд. 4.2.2). Р.Уиттекер (1980), изучавший фитоценозы пустыни Сонора, пишет, что для разных вариантов благоприятных периодов имеются свои наборы видов. Поэтому для выявления всего потенциально возможного видового состава пустынных фитоценозов нужно не менее 10 лет.

Фитоциклические флюктуации. Эти флюктуации связаны с особенностями биологических ритмов растений, входящих в состав фитоценоза. *Quercus robur* обильно плодоносит в среднем

один раз в четыре года, и на следующий после этого год в фитоценозе будет много его всходов. Клевер обильно цветет один раз в четыре-пять лет (в так называемые клеверные годы). В эти годы, кстати, можно наблюдать формируемую клевером горным фитоэпифитную мозаику, о которой говорилось в разделе 8.2.2.

Зоогенные флюктуации. Эти флюктуации обусловлены массовым развитием какого-либо вида животных (этот вид может появиться в сообществе из соседней или даже весьма удаленной экосистемы, например прилет саранчи). Так, в широколиственных лесах в годы массового развития непарный шелкопряд уничтожает практически всю листву на деревьях, а его экскременты обильно удобряют почву. Это дополнительное питание и улучшение режима освещения повышает продуктивность травяного яруса в 1,5–2 раза.

Интересные зоогенные флюктуации степных фитоценозов в Монголии описали Е.М.Лавренко и А.А.Юнатов (1952). В отдельные годы там массово развивается полевка Брандта, которая почти полностью выедала дернины ковылей и разрыхляет поверхность почвы. В результате из почвенного банка вегетативных зачатков (корневищ) массово развивается колосняк (*Leymus chinensis*), изменяя степь до неузнаваемости. Однако через 4–5 лет ковыли восстанавливаются, а колосняк снова становится второстепенным видом, хотя и с обильным банком вегетативных зачатков в почве. Аналогичные закономерности (но при замене *Leymus chinensis* на однолетние растения) отмечены и для калифорнийских злаковников (Hobbs, Mopney, 1995).

Антропогенные флюктуации. Эти флюктуации связаны с изменениями антропогенного влияния на фитоценозы. Например, при разном режиме выпаса может измениться состав травостоя пастбищ. При периодическом внесении минеральных удобрений изменяется состав естественного луга. Состав фитоценозов, расположенных в сфере влияния промышленных предприятий, может измениться под действием однократных или периодических эмиссий веществ, загрязняющих атмосферу и почву.

Сезонные и разногодичные изменения фитоценозов обратимы, но не полностью, что позволяет говорить о *флюктуационном континууме*: состояния фитоценоза в сходные по климату годы похожи, но не идентичны. В каждый год и в каждый сезон этого года облик фитоценоза неповторим.

8.4. Биологическая продукция и фитомасса

Чистая первичная биологическая продукция (накопление фитомассы, измеряемое в весовых единицах на единицу площади за единицу времени) и *запас фитомассы* (масса растений,

отнесенная к единице площади) – важнейшие функциональные характеристики растительного сообщества как автотрофного блока экосистемы.

Р.Уиттекер предлагает различать четыре класса сообществ по биологической продукции:

Фитоценозы очень высокой биологической продукции (свыше 2 кг/м^2 в год). К ним относятся высокие и густые заросли тростника в дельтах рек Волги, Дона и Урала. По продукции они близки к экосистемам тропических влажных лесов.

Фитоценозы высокой биологической продукции ($1-2 \text{ кг/м}^2$ в год). Это липово-дубовые леса, прибрежные заросли рогаза или тростника на озерах, посевы кукурузы и многолетних трав, если используются орошение и минеральные удобрения.

Фитоценозы умеренной биологической продукции ($0,25-1 \text{ кг/м}^2$ в год). Преобладающая часть сельскохозяйственных покровов, сосновые и березовые леса, сенокосные луга и степи, заросшие водными растениями озера, «морские луга» из водорослей.

Фитоценозы низкой биологической продукции (менее $0,25 \text{ кг/м}^2$ в год). Это пустыни жаркого климата, арктические пустыни островов Северного Ледовитого океана, тундры, полупустыни Прикаспия, вытоптанные скотом степные пастбища с низким и редким травостоем, горные степи, которые развиваются на почвах мощностью не более 5 см и состоят из растительных-камнелюбов, покрывающих поверхность субстрата на 20–40%.

Анализ сообществ, включенных в эти классы, показывает, что биологическая продукция сообществ зависит от условий среды – количества влаги, тепла, обеспеченности почвы ЭМП. В разных сообществах вклад этих факторов в определение продукции различается: на этом уровне, как и при рассмотрении распределений видов вдоль градиентов среды, проявляется феномен лимитирующих факторов (см. § 2.1).

В табл. 12 приведена биологическая продукция основных биомов (наиболее крупных единиц физиономической классификации растительных сообществ) суши. Запас фитомассы (см. табл. 12) – это «капитал» сообщества, он может в десятки раз превышать биологическую продукцию (в лесах) или быть равным ей (в сообществах однолетников, включая посевы сельскохозяйственных культур).

Важной экологической характеристикой фитомассы является соотношение ее надземной и подземной частей. По Т.А.Работнову (1983), надземная масса может в 3–5 раз превышать подземную в полярных пустынях и лесах (тайга, широколи-

ственные леса), но быть в 5 раз меньше ее в степях, где основная фитомасса «закопана» в почву. В некоторых пустынных сообществах Монголии подземная фитомасса превышает надземную в 100 раз.

Таблица 12
Биологическая продукция и биомасса основных биомов мира
(Уиттекер, 1980)

Биом	Площадь, млн км ²	Чистая первичная продукция, кг/м ² в год	Биомасса на единицу площади, кг/м ²	Биомасса на всем земном шаре, млрд т
Тропический влажный лес	17	2,2	45	765
Широколиственный лес	7	1,2	30	210
Тайга	12	0,8	20	240
Саванна	15	0,9	4	60
Степь	9	0,6	1,6	14
Тундра	8	0,14	0,6	5
Пустыни	18	0,09	0,7	13
Агроценозы	14	0,65	1	14
Пресноводные экосистемы	2	0,25	0,02	0,05
Суммарно для суши	149	0,773	12,3	1837
Открытый океан	332	0,125	0,003	1
Континентальный шельф	26,6	0,36	0,01	0,27
Коралловые рифы	0,6	2,5	2	1,2
Эстуарии	1,4	1,5	1	1,4
Суммарно для морской среды	361	0,12	0,01	3,9
Суммарно для всего земного шара	510	0,333	3,6	1841

ВЫВОДЫ

Важнейшая характеристика растительного сообщества – видовое богатство. Этот параметр зависит от субъективного фактора – площади учета и от многих взаимодействующих объективных факторов, главные из которых – видовой пул, экологический объем местообитаний, стратегический спектр видов, режим нарушения, формы циклической динамики и время существования сообщества. В разных сообществах видовое богатство меняется в широких пределах.

Структура сообщества разделяется на вертикальную и горизонтальную. Вертикальная структура может проявляться как ярусность, если фитомасса разделена на четкие слои, или как вертикальный континуум. В некоторых сообществах выражены микрогруппировки – закономерно повторяющиеся пятна определенного видового состава, не связанные с изменением экотопа. Такие мозаики могут быть регенерационными, клоновыми, фитоэнvironmentальными, аллелопатическими, зоогенными.

Для сообществ характерны циклические изменения структуры, связанные с сезонными изменениями климата и его колебаниями в разные годы, биологическими ритмами растений, периодическим влиянием животных и человека.

Биологическая продукция разных фитоценозов меняется от высокой (более 2 кг/м^2 чистой первичной продукции в год) до низкой (менее $0,25 \text{ кг/м}^2$). Запас фитомассы может быть выше продукции или равен ей. Соотношение надземных и подземных частей фитомассы различается у разных сообществ: надземная фитомасса может превышать подземную в 3–5 раз или быть меньше ее в 5 и более раз.

Глава 9

ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ (СИНДИНАМИКА)

Под *динамикой растительности (синдинамикой)* понимаются различные варианты постепенных направленных (векторизованных) изменений, которые могут быть вызваны как внутренними, так и внешними факторами и, как правило, имеют необратимый характер.

Уже рассмотренные обратимые изменения растительности – сезонные (связанные со сменой времен года) и флюктуации (колебания структуры, состава и продуктивности в разные годы) – противопоставляются динамике растительности и рассматриваются как «структура во времени». Однако возможны и более длительные циклические изменения, вызванные иными причинами, например регулярно повторяющимися пожарами в лесах. Поэтому в разряд процессов, рассматриваемых как динамика растительности, включаются также и так называемые циклические сукцессии, длительность цикла которых превышает 10 лет (Работнов, 1992).

9.1. История изучения синдинамики

В истории изучения синдинамики различают три этапа: предистория, история и современный период. Первый период длился от первых работ в XIX в. до формулирования Ф.Клементсом в начале XX в. (Александрова, 1964) представлений об экологической сукцессии и климаксе растительности.

Клементс создал безупречно последовательную концепцию автогенной (протекающей по внутренним причинам) экологической сукцессии как жестко детерминированного процесса изменения растительности в направлении устойчивого состояния – климакса.

В России в первой половине столетия вопросам динамики растительности большое внимание уделял В.Н.Сукачев, который разработал одну из наиболее полных схем типов сукцессий.

Второй период открывается первыми работами Р. Уитткера (1953), в которых представления Ф. Клементса о сукцессиях и климаксе были подвергнуты резкой критике. Оппоненты Клементса стали понимать сукцессию как стохастический процесс, который может протекать в соответствии с различными моделями (Connell, Slatyer, 1977).

Таблица 13

Антиномии представлений о сукцессии Ф.Клементса и его оппонентов

Вопрос	Представления	
	Ф. Клементс	Оппоненты
Характер сукцессии	Жестко детерминированный процесс смены стадий, которым соответствуют группы видов	Стохастический процесс континуальной смены видов. Если стадии различаются, то они связаны плавными переходами
Представления о климаксе	Моноклимакс	Сукцессионная система поликлимакса и климакс-континуума
Изменение условий среды в ходе автогенной сукцессии	Условия улучшаются	Условия могут улучшаться, ухудшаться, сохраняться более или менее постоянными
Закономерности изменения видового состава	Самое высокое видовое богатство в климаксовых сообществах	Наиболее богаты видами серийные сообщества предклимаксовых стадий
Закономерности изменения продуктивности и запаса биомассы	Климакс – самое продуктивное сообщество с максимальным запасом биомассы для данного климата	Возможны исключения и более продуктивными могут быть серийные сообщества
Модель эволюции сообществ	Коадаптационная	Сеткообразная

Период продолжался до 80-х годов и получил название «динамического бума» в фитоценологии. Взрыв интереса к сукцессиям отражал социальный заказ: возникла необходимость понять суть изменений, происходящих в растительности в связи с усилившимся влиянием человека, чтобы прогнозировать их и поставить под контроль.

В третий период (90-е годы) представления о «плюрализме климаксов» были дополнены положениями о «плюрализме моделей сукцессии». Стало очевидным, что процессы динамики столь разнообразны, что их нельзя свести к ограниченному числу моделей, предложенных в период «динамического бума».

В табл. 13 указаны принципиальные различия во взглядах на синдинамику во время первого и третьего периодов ее развития (период Ф.Клементса и современный период).

9.2. Основные формы динамики растительности

Различают три основных класса динамики фитоценозов.

Нарушения фитоценозов. При нарушениях (пожар, горный сель, вырубка леса, разлив большого количества нефти и т.д., см. разд. 7.2.4) за короткое время уничтожается весь фитоценоз или его часть.

Нарушения служат причиной возникновения восстановительных (вторичных) автогенных сукцессий, интенсивность которых различается в зависимости от особенностей нарушения. При разливе большого количества нефти растительность не восстанавливается десятки лет, но после рубки леса или вспашки процесс восстановления может протекать достаточно быстро и начинается сразу же после того, как прекращено действие фактора, вызвавшего нарушение сообщества.

Сукцессии фитоценозов. Эти постепенные изменения фитоценозов вызываются внутренними (взаимоотношения растений, отношения растений и условий среды) или внешними по отношению к фитоценозам причинами. Первые называются *автогенными*, вторые – *аллогенными*.

Эволюция фитоценозов. Эти постепенные изменения фитоценозов подобны сукцессиям. Отличие заключается в том, что в результате сукцессии новые фитоценозы не возникают, и формируются сочетания видов, уже существовавшие в данном районе (сукцессия – это всегда «повторение пройденного»). В ходе эволюции возникают новые фитоценозы.

Эволюция – это не обязательно обогащение фитоценозов новыми видами. В процессе эволюции состав фитоценоза может упрощаться, т.е., как и на организменном уровне, эволюция фитоценозов может быть регрессивной.

В последние столетия фитоценозы, как и вся биосфера в целом, эволюционируют в основном под влиянием человека, и в

результате эволюции, как правило, появляются обедненные видами сообщества.

В табл. 14 приведена классификация сукцессий фитоценозов.

Таблица 14

Классификация сукцессий фитоценозов

Варианты	Типы и подтипы сукцессий			
	Автогенные		Аллогенные	
	Сингенез	Эндозкогенез	Гейтогенез	Гологенез
По масштабу времени				
Быстрые (десятилетия)	+	–	+	+
Средние (столетия)	–	+	+	+
Медленные (тысячелетия)	–	+	–	+
Очень медленные (десятки тысяч лет)	–	+	–	+
По обратимости				
Обратимые	–	–	+	+
Необратимые	+	+	+	+
По степени постоянства процесса				
Постоянные	+	+	+	+
Непостоянные	–	–	+	+
По происхождению				
Первичные	+	+	–	–
Вторичные	+	+	–	–
По тенденции изменения продуктивности				
Прогрессивные	+	+	+	+
Регрессивные	+	+	+	+
По тенденции изменения видового богатства				
Прогрессивные	+	+	+	+
Регрессивные	+	+	+	+
По антропогенности				
Антропогенные	+	+	+	+
Природные	+	+	+	+

По предложению В.Н.Сукачева (1954) различают по два типа автогенных и аллогенных сукцессий.

Автогенные сукцессии разделяются на сингенез и эндозкогенез. При *сингенезе* изменения происходят под влиянием взаимоотношений между растениями. Этот быстрый процесс можно наблюдать на богатом субстрате, где под влиянием биологических особенностей растений (банка семян в почве, интенсивного семенного дождя) вначале формируется сообщество из

однолетних видов с R-стратегией, а затем оно последовательно сменяется сообществами из двулетних и многолетних с S, RC, SC и RCS – стратегиями.

При *эндоэкогенезе* в результате жизнедеятельности растений изменяются условия среды (на скалах формируется почва, зарастает и мелеет озеро и т.д.).

Оба типа сукцессий тесно связаны. Условия среды изменяются и при сингенезе, но значимость этих изменений по сравнению с взаимоотношениями растений мала, так как почва не успевает существенно и тем более необратимо преобразоваться. При эндоэкогенезе взаимоотношения между растениями также оказывают определенное влияние на изменения фитоценоза, но оно слабее влияния биотической трансформации фитоценозом собственной среды обитания.

Аллогенные сукцессии разделяются на *гейтогенез* и *гологенез*. *Гейтогенез* – это локальные изменения конкретных фитоценозов, а *гологенез* – изменение фитоценозов в пределах целого ландшафта. Примеры гологенеза: изменение растительности в процессе развития форм рельефа, под влиянием строительства водохранилищ и др.

Сукцессионные процессы, кроме того, классифицируются по следующим критериям:

по масштабу времени – на быстрые, протекающие в масштабе десятилетий; средние, длящиеся столетиями; медленные, продолжающиеся тысячелетиями, и очень медленные (десять тысяч лет);

по обратимости – на обратимые и необратимые;

по степени постоянства процесса – на постоянные и прерывающиеся;

по происхождению – на первичные, когда сукцессии начинаются на субстратах, где никогда не было растительности, и вторичные, т.е. те, где растительность была, но разрушена;

по характеру изменения структуры и видового состава – на прогрессивные (в результате сукцессии увеличивается видовое богатство, повышается продуктивность) и регрессивные (в результате сукцессии уменьшается видовое богатство и снижается продуктивность). Как уже отмечалось, между видовым богатством фитоценоза и его продуктивностью нет жесткой положительной зависимости, поэтому иногда при обеднении видового состава продуктивность повышается. В таких случаях по тенденциям изменения видового состава и продуктивности прогрессивные и регрессивные сукцессии различают отдельно;

по антропогенности – на антропогенные (вызванные влиянием человека) и природные (происходящие по естественным причинам).

9.3. Характеристика основных вариантов сукцессий

Разнообразие сукцессий не исчерпывается приведенной классификацией. В этом разделе мы рассмотрим автогенные сукцессии, протекающие в соответствии с одной или несколькими моделями, и различные варианты аллогенных сукцессий.

9.3.1. Простые автогенные сукцессии (с одной моделью)

Разнообразие простых автогенных сукцессий сводится к четырем принципиальным моделям, предложенным Дж.Кэнелем и П.Слейттером (Connell, Slatyer, 1977), а также и Д.Боткином (Botkin, 1981).

Модель благоприятствования

В ходе сукцессии смена видов связана с постепенным улучшением условий среды. Поэтому сукцессия протекает как прогрессивная. Именно такие изменения сообществ при зарастании скал изучал Ф.Клементс. В процессе зарастания скал он выделял стадии накипных лишайников, кустистых лишайников и мхов, трав, кустарников, деревьев. Растения (и, разумеется, связанные с ними гетеротрофные организмы) в ходе этой сукцессии преобразуют горную породу и создают почву. По мере улучшения условий среды возрастает продуктивность фитоценоза, усложняется его структура (появляется ярусность) и повышается альфа-разнообразие.

Этой же модели соответствует естественный процесс зарастания отвалов пустой породы от горных разработок, если порода пригодна как субстрат для жизни растений. В противном случае человек помогает началу сукцессии, покрывая поверхность породы слоем гумусированной почвы или торфа. Ускорить сукцессию в соответствии с моделью благоприятствования можно высевом травосмеси или внесением удобрений (это практиковали американские экологи при восстановлении растительности на землях, нарушенных нефтяными разработками на Аляске).

Модель толерантности

В ходе сукцессии смена видов происходит в результате ухудшения условий среды.

Сукцессии, протекающие по этой модели, распространены в природе не менее часто, чем сукцессии, соответствующие модели благоприятствования. Как правило, это сингенетические сукцессии, которые наблюдаются тогда, когда растения заселяют

местообитания с исходно благоприятными условиями среды. Для таких сукцессий характерны постепенное расходование ресурсов, ухудшение условий среды и усиление конкуренции между растениями. В результате смена видового состава происходит в направлении усиления роли видов с выраженным свойством патиентности.

Примером проявления модели толерантности может служить сукцессия на вырубке. Если рубка используется в качестве сенокоса или пастбища, то лес не восстанавливается, а формируются сенокосные и пастбищные травостои, типичные для данной зоны. При этом крупнотравье, которое развивается вследствие минерализации лесной подстилки и корней вырубленных деревьев (*Chamerion angustifolium*, *Filipendula ulmaria*), сменяют злаково-разнотравные фитоценозы с участием видов р. *Calamagrostis*, *Elytrigia repens*, *Festuca pratensis*, *Dactylis glomerata*.

По мере того, как с урожаем из почвы выносятся ЭМП, происходит постепенное снижение продуктивности и замещение крупных луговых злаков мелкими лесными — *Agrostis tenuis*, *Brizia media*, *Anthoxanthum odoratum*. Если продолжается интенсивное сенокосение, то сукцессия приводит к формированию травостоя из белоуса (*Nardus stricta*). Если рубка используется как пастбище, то преобладают виды р. *Alchemilla*. Описанные сукцессии, протекающие по модели толерантности, нежелательны. Применяя удобрения, можно помешать этому процессу и задержать сукцессию на стадии ценных в кормовом отношении продуктивных злаков.

Сукцессии по модели толерантности протекают и при самовосстановлении елового леса, когда вначале появляются растения-«няни» (ольха, березы, ивы), а затем под их пологом — устойчивая к затенению и, следовательно, обладающая более выраженным свойством патиентности ель. Под пологом ели развиваются еще большие пациенты — мхи и теневыносливые кустарнички и травы.

В.В.Скрипчинский (1983) использовал модель толерантности для воссоздания исчезнувших лесных фитоценозов в Ставропольском ботаническом саду. Вначале он высаживал деревья, затиная их при необходимости фанерными щитами, а затем под их полог — кустарники и травы. В результате ему удалось по сохранившимся описаниям воспроизвести практически полные копии уже исчезнувших в Ставрополье типов лесных фитоценозов.

Модель толерантности проявляется и при сукцессии травомеси, когда по мере развития травостоя усиливается конкуренция между растениями. Сегетальные и рудеральные виды, ха-

рактерные для посевов трав первого-второго года жизни, исчезают, и в травостой начинают внедряться более устойчивые к конкуренции и способные к дифференциации экологических ниш виды из естественных луговых или степных фитоценозов (Миркин, Горская, 1989).

Этот же процесс происходит при формировании так называемых агростепей (см. разд. 9.4.2), когда рассеивается семенная смесь, заготовленная в степном сообществе. Вначале за счет почвенного банка семян развиваются однолетние, а затем двулетние рудеральные виды, которые с третьего года начинают вытесняться степными, обладающими большей конкурентной способностью.

Модель ингибирования

Сукцессия приостанавливается, не достигнув терминальной стадии климакса, поскольку в фитоценозе появляются виды, которые создают условия, непригодные для поселения новых видов.

Такие сукцессии имеют место в Англии на гаях, где развивается густой покров мха кукушкин лен (*Polytrichum commune*). Семена деревьев не достигают поверхности такой почвы, и фитоценозы десятки лет существуют как зеленомошные гари. Аналогичный процесс происходит в пустынях Средней Азии, где при отсутствии выпаса поверхность почвы покрывается плотной коркой из мхов и водорослей, называемой карахарсанг (Нечаева, Мухаммедов, 1991). В результате нарушается семенное возобновление пустынных деревьев и кустарников и происходит деградация всей экосистемы.

И на гаях, и в пустыне сукцессия по модели ингибирования объясняется тем, что из экосистем исключаются животные. Если моховую гайку посещают олени, то они копытами нарушают моховой покров и создаются регенерационные ниши для возобновления деревьев. Подобным же образом в пустыне пасущиеся верблюды или овцы создают регенерационные ниши для поселения растений.

Модель нейтральности

Сукцессия протекает как популяционный процесс, а роль взаимодействия популяций растений незначительна.

Такие сукцессии крайне редки, причем если видовой состав конкретной стадии сукцессии определяется популяционными механизмами (биологическими особенностями видов), то количественные соотношения видов (т.е. структура) в большей степени зависят от взаимоотношений популяций и отражают процессы в соответствии с моделью благоприятствования или толерантности.

9.3.2. Сложные автогенные сукцессии (со сменой модели)

В большинстве случаев разные стадии сукцессии протекают в соответствии с разными моделями. Чаще всего процесс начинается с модели благоприятствования (за счет улучшения условий среды, эффекта группы и других форм мутуализма или комменсализма) или нейтральности и заканчивается моделью толерантности.

На самых ранних стадиях конкуренция между растениями ослаблена, в дальнейшем даже в случае сильной биотической трансформации местообитания в направлении улучшения условий и развития сукцессии по типу прогрессивной конкуренция обостряется.

Сукцессии при формировании болот

Примером сукцессии со сменой модели является процесс зарастания озера и последующего развития верхового болота. Вначале, когда чаша озера заполняется отмирающими растениями и повышается уровень дна, условия для роста растений могут улучшиться, и на смену плавающим макрофитам – рдестам (р. *Potamogeton*), телорезам (*Stratiotes aloides*), ряскам (р. *Lemna*) приходят высокие полупогруженные растения – тростник (*Phragmites australis*), пороз (*Typha latifolia*), хвощ болотный (*Equisetum palustre*). Постепенно озеро окончательно зарастает и превращается в болото, на котором начинается процесс накопления торфа и поселяются осоки (р. *Carex*), ива пепельная (*Salix cinerea*) и ольха черная (*Alnus glutinosa*). Такое болото называется низинным, или эвтрофным (богатым).

Год от года слой торфа увеличивается, корни растений уже не достигают почвы и переходят на питание за счет торфа. Минерализация торфа происходит медленно и не до конца, поэтому каждому новому поколению растений достается все меньше ЭМП. На смену растениям, требовательным к условиям питания, приходят виды, приспособленные к росту в условиях ограниченных ресурсов ЭМП – береза пушистая (*Betula pubescens*), вахта трехлистая (*Menyanthes trifoliata*), белокрыльник болотный (*Calla palustris*). Таким образом формируется переходное болото.

При дальнейшем нарастании слоя торфа условия питания еще больше ухудшаются, и все болото покрывается сфагновыми мхами. Переходное болото превращается в верховое. На нем появляется толерантная форма сосны (*Pinus sylvestris* f. *pumila*, см. разд. 4.2.2), а также клюква (*Oxycoccus palustris*) и другие растения из семейства вересковых – багульник болотный (*Ledum palustre*), болотный мирт (*Chamaedaphne calyculata*), подбел (*Andromeda polifolia*).

Постгляциальные сукцессии

Другой пример сукцессий со сменой модели – постгляциальные сукцессии в арктическом фиорде Глейцер-Бей (Charin et al., 1994). При освобождении побережья фиорда от льда происходит сукцессия с четырьмя стадиями:

пионерная (до 20 лет). Поверхность субстрата покрывается черной коркой из азотфиксирующих цианобактерий, гаметофитов *Equisetum variegatum*, лишайников, печеночников, на фоне которых рассеяно встречаются травы, кустарничек *Dryas drummondii*, отдельные экземпляры ивы (*Salix* sp.), тополя (*Populus trichocarpa*), ели (*Picea sitchensis*) и ольхи (*Alnus sinuata*). Таким образом, эта стадия содержит практически все виды, которые станут основными ценозообразователями на последующих стадиях сукцессии, что соответствует «модели инициального флористического состава» Ф.Иглера (Egler, 1954);

стадия дриады (между 20 и 30 годами). Вся поверхность покрыта ковром кустарника, в котором рассеяны экземпляры ив, тополей, елей и ольхи;

стадия ольхи. Наступает после 50 лет и продолжается до 100 лет;

стадия ели. Начинается после 100 лет (изучалась до 230 лет).

В табл. 15 показаны изменения почв в ходе сукцессии, биологические особенности доминантов разных стадий и ранговые оценки вклада разных факторов в управление сукцессией с подразделением их на благоприятствующие и ингибирующие.

В ходе сукцессии происходит формирование почвы и ее обогащение органическим веществом и азотом, а смена видов идет в направлении повышения их высоты, интенсивности семеношения, увеличения веса семян и длительности их жизни. Интенсивность семенного дождя на стадиях доминирования ольхи и ели составляла соответственно 5000 и 80 000 семян на 1 м². Механизмы процесса смены видов носят сложный характер и не могут быть сведены ни к модели благоприятствования, ни к модели ингибирования.

Смена модели благоприятствования моделью толерантности характерна и для районов с теплым климатом. Там при зарастании лавовых потоков (Mueller-Dombois, 1981; del Moral et al., 1995) на первых стадиях развития растительности условия улучшаются за счет бобовых растений (в особенности из р. *Lupinus*), а в дальнейшем вступает в силу механизм конкуренции и дифференциации ниш.

Наконец, в изменяющемся фитоценозе могут параллельно идти сукцессии по разным моделям. Например, в мозаичном

фитоценозе при «карусели», описанной Р.Теркинтоном (см. разд. 8.2.2), в одной микрогруппировке виды сменяются по модели благоприятствования (в пятне бобового растения), а в другой – по модели толерантности (в пятне злака).

Таблица 15
Некоторые характеристики стадий первичной сукцессии и вызывающих ее факторов в фиорде Глейцер-Бей (по Svaefin et al., 1994)

Характеристика	Стадии сукцессии			
	I	II	III	IV
Почва				
Мощность горизонтов A ₂ +B ₁ , см	5,2	7,0	8,8	15,1
Содержание азота, г/м ²	3,8	5,3	21,8	53,3
Плотность корней в слое 0–10 см на 1 дм ²	0	+	9,6	11,5
Количество опада, г/м ² , за год	1,8	3,0	307	
Доминанты сообществ				
Максимальная высота, м	0,3	0,1	4	40
Возраст при первом семеношении, годы	1–2	6–8	8–10	30–50
Продолжительность жизни, годы	20	50	100	700
Средний вес семени, мг	72	97	494	2694
Факторы благоприятствования				
Обогащение почвы азотом	+	++	+++	–
Микоризообразование	+	++	+++	++
Улучшение условий прорастания семян	–	–	–	+
Улучшение условий приживания всходов	+	–	–	–
Факторы ингибирования				
Ухудшение условий прорастания семян	+	++	++	–
Ухудшение условий приживания всходов	–	+	++	+++
Гибель семян	–	+	++	+++
Конкуренция за свет	–	+	++	+++
Конкуренция за почвенные ресурсы	–	–	+	++

9.3.3 Аллогенные сукцессии

Аллогенные сукцессии протекают под влиянием внешнего фактора, который действует на фитоценоз. Если влияние фактора прекращается, то аллогенную сукцессию сменяет автогенная восстановительная.

Как уже отмечалось, аллогенные сукцессии могут быть геитогенетическими и гологенетическими, причем чаще всего они соответствуют модели толерантности: по мере ухудшения условий среды происходит смена видов в направлении их более высокой патентности к фактору, вызвавшему сукцессию. Реже

аллогенные сукцессии протекают по модели благоприятствования, например при удобрении лугов или эвтрофикации (повышении содержания в воде ЭМП) водоемов. Но в этом случае уменьшается видовое богатство фитоценозов.

Гологенетические сукцессии

Гологенетические сукцессии – это сопряженные изменения растительности ландшафта под влиянием внешних причин. Они могут быть природными и антропогенными.

Примером *природного гологенеза* являются изменения растительности при развитии речной долины. Каждый год река углубляет русло (базис эрозии), и за счет наилка паводковых вод повышается поверхность поймы. Кроме того, при постепенном изменении русла реки (меандрировании) разрушается часть высокого берега и наращивается песчаный пляж. В результате на вновь намываемых местообитаниях формируются пионерные (первичные) сообщества, которые по мере отдаления от них реки и повышения уровня изменяются в ходе сукцессии.

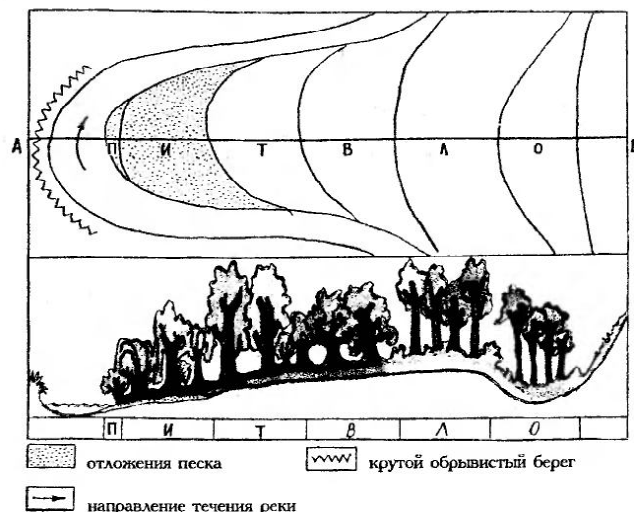


Рис. 10. Зоны речной поймы средней полосы европейской части России: П – пионерных сообществ, И – ивы, Т – тополя, В – вяза, Л – липы, О – черной ольхи; А–Б – поперечный профиль

На рис. 10 показаны зоны речной поймы средней полосы России: пионерных сообществ (заросли белокопытника настоящего — *Petasites spurius*, костреца безостого — *Bromopsis inermis*, вейника наземного — *Calamagrostis epigeios*), ивняков, тополей, вязового и липово-дубового леса. К террасе примыкает так называемая притеррасная пойма — область выклинивания грунтовых вод, где формируются низинные болота из ольхи черной (*Alnus glutinosa*).

По мере развития поймы и меандрирования реки происходит смена растительности по ряду: пионерные группировки — ивняк — тополевый лес — вязовый лес — липово-дубовый лес. Человек может ускорять эту сукцессию, если будет вырубать леса в водосборе. При этом в пойму с весенними водами будет поступать большее количество смытой почвы, паводки станут более высокими, а процесс разрушения и созидания поймы активизируется. Облесением водосбора человек может, напротив, снизить скорость процесса развития речной долины. Если он уничтожит лес в пойме и превратит эти участки в естественные кормовые угодья или пашню, то сукцессия будет протекать иначе. Однако в любом случае процесс развития долины с повышением уровня старых частей поймы повлияет на характер растительности.

Примером антропогенного гологенеза является изменение растительности под влиянием строительства гидротехнических сооружений. Водоохранилище изменяет климат, который становится более мягким. Выше плотины происходит подтопление почв, поэтому леса и травяная растительность сменяются фитоценозами, устойчивыми к высокому уровню грунтовых вод (вместо липово-дубовых лесов развиваются ольшаники, а вместо сухих лугов и степей — осоковые болота). Ниже плотины происходит иссушение поймы, а в южных районах еще и засоление почв.

Оба рассмотренных примера показывают основную особенность гологенеза: под влиянием внешних факторов изменяется совокупность растительности обширных территорий, причем изменения состава разных фитоценозов взаимосвязаны.

Гейтогенетические сукцессии

Гейтогенетические сукцессии — это изменения отдельных фитоценозов, на которые действует внешний фактор. Приведем некоторые примеры.

Сукцессии под влиянием выпаса. Это самый распространенный вариант сукцессии. Связанные с избыточным поголовьем скота перевыпас и обеднение фитоценозов — сегодня одно из самых тяжелых последствий хозяйственной деятельности человека.

Выпас действует на травянистые фитоценозы двояко: прямо — избирательно скучиваются растения и косвенно — через уплотнение почвы и изменение ее водно-воздушного и солевого режима (Работнов, 1984, 1987). В результате высокоотравные и малоустойчивые к выпасу растения сменяются пастбищным низкотравьем — подорожником средним (*Plantago media*), клевером ползучим (*Trifolium repens*), одуванчиком лекарственным (*Taraxacum officinale*), лапчаткой гусиной (*Potentilla anserina*) и др. При этом уменьшается видовое богатство фитоценоза, уплотняется структура, снижается общее проективное покрытие. Сукцессия при сильном выпасе (перевыпасе) называется *пастбищной дигрессией*. В результате ее продуктивность травостоев может снижаться в 10 раз и более. Воспрепятствовать столь нежелательным последствиям можно внедрением пастбищеоборота, при котором нагрузка скота на пастбище нормируется и разным участкам периодически предоставляется отдых.

На рис. 11 показан пример пастбищной дигрессии травостоя степного фитоценоза.



Рис. 11. Пример пастбищной дигрессии степного фитоценоза

Рекреационные сукцессии. Эти сукцессии протекают в растительности под влиянием отдыха людей (Рысин, 1983; Репшас, 1994). Основной фактор — вытаптывание, и потому рекреационные сукцессии сходны с пастбищной дигрессией, отличие только в том, что отбор идет на устойчивые к вытаптыванию виды без учета их кормовых качеств.

В лесах рекреационная сукцессия вначале захватывает травяной ярус, в котором лесные виды трав замещаются более устойчивыми к вытаптыванию луговыми растениями. При этом видовое богатство фитоценозов повышается. При усилении вытаптывания начинают преобладать растения розеточных форм, видовое разнообразие уменьшается, сукцессия захватывает подросток и даже древесный ярус, так как уплотнение почвы препятствует возобновлению деревьев, ухудшает их состояние и может привести к усыханию древостоя.

Правильной организацией территории (обозначение пешеходных троп, отведение специальных площадок для игр, обустройство мест отдыха и т.д.) можно удерживать сукцессию на ранних стадиях, на которых при достаточно интенсивном отдыхе формируется разреженный парковый лес с травяным ярусом лугового типа.

Сукцессии под влиянием радиации. На экспериментальном полигоне на острове Лонг Айленд (США) эти сукцессии изучали Г.Вудвелл и Р.Уиттекер (Woodwell, Whittaker, 1973). С повышением радиационной нагрузки, которая задавалась гамма-излучателем, изменения растительности шли в обратной последовательности к сукцессии по модели благоприятствования при зарастании скал. Вначале исчезали деревья, потом кустарники, затем травы, мхи и лишайники.

В окрестностях Чернобыльской АЭС после катастрофы также произошло усыхание деревьев (эту зону назвали «бурым лесом»), но кустарники и травы сохранились, т.е. сукцессия дошла до первой стадии.

Управление аллогенными сукцессиями проводится человеком путем экологического нормирования (Воробейчик и др., 1994), т.е. регулированием нагрузки того фактора, который, влияя на фитоценоз, вызывает сукцессию. За предельно допустимую принимается такая нагрузка фактора, при которой состав фитоценоза в ходе сукцессии изменился на один полусмен (НС). Считается, что если в фитоценозе сохранилась хотя бы половина видов, то после прекращения действия фактора, вызвавшего аллогенную сукцессию, фитоценоз может самовосстановиться в результате процесса обратного изменения, т.е. вторичной восстановительной автогенной сукцессии (демутации).

Внешние воздействия, вызывающие аллогенные сукцессии, могут сложно опосредствоваться в режиме ценологических отношений, причем в роли посредников между абиотическими факторами и растениями могут выступать также и гетеротрофные компоненты. Так, в работе Р.Джеффериса и Дж.Мейрона (Jefferies, Maron, 1997) показано, что эмиссия азота из атмосферы с кислотными дождями не только дает преимущество в конкуренции нитрофилам (как правило, рудеральным заносным видам), но и может привести к выпадению из сообщества видов, активно усваивающих азот, за счет повышения поедаемости их фитофагами. Вереск (*Calluna vulgaris*) при «удобрении» азотом кислотных дождей почти полностью выедается жуком *Lochmaea suturalis*, число особей которого может достигать 2000 на 1 м².

9.3.4. Сукцессии сложной автогенно-аллогенной природы

Возможны сукцессии, в которых изменение растительности вызвано одновременно и внутренними и внешними факторами, причем их роль на разных стадиях может быть различной (чаще всего роль внутренних факторов возрастает на последних стадиях таких сложных сукцессий). Примером могут служить уже рассмотренные сукцессии растительности речных пойм. На первых стадиях гологенетической сукцессии состав видов определяется преимущественно аллогенными причинами интразонального характера (поемностью и аллювиальностью). В дальнейшем по мере выхода участков поймы из сферы заливания сукцессия, приобретая черты автогенной, приводит к сообществам, равновесным с климатом. Таким образом, сукцессия, соответствующая модели толерантности, как бы высвобождается из-под влияния аллогенного прессы мощного слоя наилка.

Уникальные данные о сукцессиях этого типа недавно привел К.Прач (Prach, 1994), который составил схему дивергенции сукцессий в разных условиях пойм северо-западных Гималаев.

Чисто биотическая трансформация местообитания может протекать на фоне экзогенных процессов физического выветривания породы, вымывания подвижных форм ЭМП и т.д. Пример такой «мнимой» модели благоприятствования – сукцессии грязевых вулканов Крыма (Иванов и др., 1989). В таких вулканах (высотой 5–10 м) из кратеров выбрасывается горячая грязевая масса, называемая брекчий. В этом случае биотическая трансформация местообитаний, формируемых отложениями брекчий, протекает на фоне активно развивающегося процесса их промывания.

9.4. Экспериментальные сукцессии

При изучении закономерностей сукцессий большую роль сыграли экспериментальные сукцессии, которые либо вызываются человеком, либо в той или иной мере им программируются и управляются. В последнем случае либо регулируется скорость процесса, либо в ходе сукцессии в состав фитоценоза вводятся доминанты, изменяющие этот эндогенный процесс. Обзор состояния этих исследований можно найти в монографии Т.А.Работнова (1998). Рассмотрим некоторые варианты таких сукцессий.

9.4.1. Сукцессии на залежах

Такие сукцессии подробно охарактеризованы чешскими исследователями («Succession in abandoned fields», 1990) на основе анализа данных о 110 залежах Чехии возрастом от одного года

до 57 лет в разных условиях увлажнения. Ими сформулированы основные закономерности сукцессии на залежах:

сукцессия носит нелинейный характер;

скорость сукцессии убывает;

флористический состав меняется более интенсивно, чем доминанты;

влияние пионерных стадий на более поздние достаточно слабое;

в ходе сукцессии снижается роль мелкомасштабной вариации условий среды и возрастает роль заноса зачатков.

При переходе от пионерных стадий сукцессии к более поздним ослабевает значение R-стратегов, имеющих банки семян в почве, и возрастает роль попадающих в сообщество из окружающих его пространств видов, в стратегическом арсенале которых представлены свойства С и S. Сукцессии носят дивергентный характер, так как сообщества R-модели обладают более широкой амплитудой распространения по факторам экологической среды, чем сообщества C-S= и CRS-моделей, которыми завершаются сукцессии на залежах.

9.4.2. Сукцессии в «агростепи»

Модель «инициального флористического состава» Ф.Иглера, когда уже на первой стадии сукцессии имеются все виды и в дальнейшем лишь меняется их количественное соотношение, наиболее полно воспроизводится при другом варианте экспериментальных сукцессий, используемых для восстановления растительности методом создания агростепей, предложенным Д.С.Дзыбовым (1982, 1991, 1995 и др.). Этот метод основан на работах Дж.Кертиса по восстановлению прерий штата Висконсин (Howell, Stearn, 1993).

Дж.Кертис высевал смесь семян, собранных в естественном сообществе (это используется и сегодня в Великобритании, McDonald, 1993), а Д.Дзыбов – сено-семенную смесь, скошенную в два срока, чтобы обеспечить попадание в «инициальный флористический состав» всех видов эталонного сообщества, которое воссоздается как «агростепь».

Метод нашел своих последователей в разных районах России и обладает высокой эффективностью при условии, что «агростепь» воссоздается примерно в тех же почвенно-экологических условиях, в которых сформировался участок степи-эталона, использованный для заготовки сено-семенной смеси.

В отличие от залежных сукцессий, при которых сообщества, близкие к исходным, формируются через 15–20 лет (хотя могут существенно отличаться от исходных обедненностью

видового состава при отсутствии источников, из которых доставляются семена), в «агростепи» уже к 4–5-му году присутствуют до 80% видов эталонного сообщества. Формирование «портретной модели» эталонного сообщества (т.е. воспроизведение количественного соотношения видов) требует большего времени. К сожалению, сам Дзыбов, который провел десятки экспериментов, не проводил детального описания сукцессии.

В табл. 16 показан фрагмент хроноклина сукцессии одного из вариантов «агростепи», который был создан в условиях Башкирского Зауралья (Абдуллин, Миркин, 1995).

Таблица 16

Фрагмент хроноклина изменения видового состава в ходе сукцессии при создании «агростепи» в Башкирском Зауралье (0 – вид отсутствует, 1 – покрытие до 5%, 2 – покрытие 6–15%)

Вид	Год жизни «агростепи»				
	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й
Capsella bursa-pastoris	1	1	0	0	0
Berteroa incana	1	1	0	0	0
Atriplex nitens	2	1	0	0	0
Sonchus asper	1	1	0	0	0
Artemisia vulgaris	1	1	0	0	0
Matricaria perforata	1	1	1	1	0
Avena fatua	2	1	1	1	0
Verbascum phoeniceum	0	0	1	1	1
Echinops ritro	0	0	1	1	1
Lepidium ruderales	0	0	1	1	1
Festuca rubra	0	0	1	1	1
F. pratensis	0	0	1	1	1
Thalictrum minus	0	0	0	1	1
Vicia cracca	0	0	0	1	1
Campanula patula	0	0	0	1	1
Pedicularis uralensis	0	0	0	1	1
Festuca valesiaca	0	0	1	1	1
F. rupicola	0	0	1	1	1
Asparagus officinalis	0	0	1	1	1
Stipa zaleskii	0	0	0	0	1
S. pennata	0	0	0	0	1
S. tirsia	0	0	0	0	1
Carex pediformis	0	0	0	0	1
Achillea millefolium	1	1	1	1	1
Taraxacum officinale	1	1	1	1	1

Сукцессия протекает по той же схеме, что и залежная, но гораздо интенсивнее, причем модель нейтральности проявляется только на самых первых стадиях, а далее процесс продолжается в соответствии с моделью толерантности. Внедрение видов происходит в условиях все более интенсивной диффузной конкуренции при заполнении пространства ниш конкурентно-мощными видами стратегии типа CRS. Виды более поздних стадий сукцессии обладают более высокой способностью к сосуществованию за счет расхождения по разным нишам.

9.4.3. Сукцессии в травосмесях

Травосмеси, используемые для создания кормовых угодий, газонов или задернения промышленных отвалов, – наиболее традиционный объект российской экспериментальной фитоценологии (Дохман, 1979; Миркин, Горская, 1989). Механизмы их сукцессии невозможно свести к одной модели. Состав травосмеси меняется на разных стадиях в соответствии с моделями:

нейтральности – под влиянием различий жизненных циклов, когда сукцессия протекает как популяционный процесс;

ингибирования – при появлении доминанта с высокой виолентностью, который как бы «останавливает» сукцессию;

толерантности, когда условия для внедрения новых видов ухудшаются вследствие повышения уровня фитоценологической замкнутости и ограничения потребления ресурсов. Каждый новый вид, чтобы войти в сукцессию, должен обладать более высокой толерантностью к этому режиму, которая проявляется в способности к тонкой дифференциации ниш.

При очень длительных (свыше 20 лет) сукцессиях в травосмеси могут улучшаться условия почвенного питания за счет минерализации накопленных ранее корней, при этом продуктивность травосмеси возрастает (Лопатин, 1988). Таким образом, в данном случае на модель толерантности с «упаковкой» ниш внедряющихся видов может накладываться модель благоприятствования. Уже отмечалось, что понимание сукцессии как сложного «полимоделного» процесса соответствует представлениям теории НОР периода после «динамического бума».

Сукцессия травосмесей – непрерывный процесс, в котором можно выделить три стадии:

инициальную стадию господства эксплерентов (R-стратегов) за счет стимуляции обработкой почвы прорастания семян и развития вегетативных зачатков в почве. Если созданию травосмеси предшествовало пахотное использование почвы, то обычные эксплеренты – это полевые (сеgetальные) сорняки, если же осваивается целина, то это виды-рудералы. Продолжи-

тельность стадии один-два года. При очень высоких нормах высева культурных трав (например, в практике газонного хозяйства) стадия может быть практически не выражена;

стадию доминирования культурных компонентов, т. е. период «продуктивного долголетия травосмеси» длительностью от одного-двух до десяти лет и более. Продление второй стадии – конечная цель работ луговодов по оптимизации состава травосмесей. При многовидовой травосмеси состав доминантов на этой стадии последовательно меняется;

стадию внедрения спонтанных видов – луговых и степных, напоминающую сукцессию на залежи. Обогащение состава травостоя постепенно приближает его к естественным или полустественным (сформировавшимся из естественных сообществ при режиме удобрения) травостоям, что ведет к конвергенции ботанического состава и структуры различных травосмесей, выращенных в одних и тех же почвенно-климатических условиях.

В зависимости от степени соответствия высеванных видов условиям почв и климата, а также режиму удобрений меняется время продуктивного долголетия, определяемого по продолжительности второй стадии (от 2–3 до 30 лет).

9.4.4. Рекультивационные сукцессии при техногенных нарушениях

Рекультивационные сукцессии – это естественные или природительные изменения растительности на месте «ран», нанесенных биосфере хозяйственной (в первую очередь промышленной) деятельностью человека – при горных разработках, добыче нефти и газа, на золоотвалах и т.п.

Техногенные нарушения естественной растительности весьма разнообразны и зависят от фактора, вызвавшего нарушение, субстрата, сформировавшегося после нарушения (т.е. степени его пригодности для автогенной восстановительной сукцессии), наличия источников семян в самом нарушенном субстрате (нарушение участка естественной растительности, у которого хотя бы частично сохранен верхний слой почвы с банком семян).

В условиях сравнительно плодородных пород, выносимых на поверхность горных разработок, благоприятного климата и наличия источников семян в окружающих сообществах процесс самозарастания происходит достаточно интенсивно, и к 10–15-му году сукцессии поверхность субстрата может быть уже покрыта практически сплошным дерном трав и даже разреженным пологом деревьев и кустарников. В иных условиях

процесс самозарастания может быть столь медленным, что необходимо вмешательство человека для имитации модели Ф.Иглера (высев смеси семян или использование для экранирования техногенного субстрата почвы с банком семян) или модели благоприятствования (улучшение условий среды путем экранирования субстрата слоем торфа, использование удобрений и т.д.).

В табл. 17 приведен фрагмент хроноклина рекультивационной сукцессии на отвалах разных пород в Якутии. В этих условиях процесс восстановления растительности протекает достаточно медленно, причем даже на отвалах с возрастом свыше 20 лет растительность этих техногенных участков еще мало чем напоминает окружающую их лиственничную тайгу.

Таблица 17

Изменение постоянства видов в ходе восстановительной сукцессии на отвалах в Якутии (по Мионовой и Миркину, 1999)

Вид	Стадии сукцессии, годы				
	До 5	6-10	11-15	16-20	Больше 20
<i>Trifolium lupinaster</i>	0,12	0,10	0,14	0,08	0,26
<i>Elymus kronokensis</i>	0,86	0,05	0,50	0,88	0,20
<i>Astragalus schelichowii</i>	0,84	0,70	0,26	0,84	0,02
<i>Vicia cracca</i>	0,82	0,44	0,56	0,70	0,46
<i>Tanacetum vulgare</i>	0,96	0,70	0,42	0,54	0,42
<i>Agrostis sibirica</i>	0,88	0,22	0,70	0,20	0,34
<i>Potentilla supina</i>	0,84	0,20	0	0,34	0
<i>Trifolium repens</i>	0,78	0,06	0,04	0,16	0,56
<i>Puccinellia hauptiana</i>	0,50	0	0	0	0
<i>Chamerion angustifolium</i>	0,48	0,80	1,00	0,76	0,20
<i>Trifolium pratense</i>	0,56	0,24	0,96	0,50	0,64
<i>Euphrasia lacutica</i>	0,28	0,04	0,88	0,36	0,42
<i>Equisetum arvense</i>	0,32	0,02	0,56	0,04	0,12
<i>Salix viminalis</i>	0,14	0,52	0,54	0,50	0,10
<i>Astragalus fruticosus</i>	0	0	0	0	0,66
<i>Pinus silvestris</i>	0	0,08	0,12	0,06	0,44
<i>Plantago media</i>	0,02	0	0	0,02	0,38
<i>Achillea millefolium</i>	0	0,02	0	0,12	0,80
<i>Scutellaria galericulata</i>	0	0	0	0	0,48
<i>Elytrigia repens</i>	0,78	0,22	0,06	0,14	0,74
<i>Silene repens</i>	0,18	0,10	0	0,06	0,16
<i>Populus suaveolens</i>	0,12	0	0	0	0,12
<i>Chenopodium album</i>	0,10	0	0	0	0,16
<i>Duschekia fruticosa</i>	0	0,10	0	0,02	0,12

9.4.5. Другие варианты экспериментальных сукцессий

Заканчивая рассмотрение экспериментальных сукцессий, в основе которых лежит имитация тех или иных моделей, характерных для аналогичных процессов в естественных условиях, упомянем еще три варианта такой динамики: изменение луговых сообществ под влиянием удобрений (эти сукцессии специально рассмотрены в уже цитированной сводке Т.А.Работнова, 1998), создание искусственных лесных насаждений при использовании модели толерантности и создание «агропустынь».

Удобрение естественных луговых экосистем чаще всего повышает их биологическую продуктивность, но снижает разнообразие, так как основное пространство ниш захватывают нитрофильные злаки, которые вытесняют виды олиготрофной ориентации из травостоев, как следствие проявления «центробежной модели» П.Кедди (Keddy, 1992).

Этот процесс развивается очень быстро: видовое богатство может снизиться в два раза уже после двух лет применения удобрений в умеренных дозах (60 кг/га действующего вещества азота). Весьма интересно, что после прекращения внесения удобрений видовое богатство удобренных лугов восстанавливается тем быстрее, чем меньше были дозы удобрений. Для восстановления исходного видового богатства лугов, получавших в течение четырех лет от 50 до 200 кг/га (в действующем веществе) минеральных удобрений, потребовалось соответственно от 3 до 9 лет (Mountford et. al., 1996).

Уже упоминавшиеся опыты Скрипчинского дали прекрасные результаты: исследователю удалось воссоздать сообщества, близкие по своему составу к уничтоженным человеком. Используя посевной материал из близлежащих районов Кавказа, Скрипчинский по описанию уничтоженных типов воссоздал буквые, дубовые, березовые и пихтово-еловые сообщества, последовательно высаживая деревья, под их полог – кустарники, а затем травы.

Н.Т.Нечаева (Нечаева, Приходько, 1966; Нечаева, Мухаммедов, 1991) создала уникальные искусственные сообщества из местных видов пустынных растений (в той или иной мере улучшенных селекцией), реализуя принцип дифференциации ниш и сочетая в одном сообществе виды, практически не совмещающиеся в естественных условиях. При создании таких сообществ, как и «агростепи», их состав был в основном predetermined «инициальным флористическим составом» в понимании Иглера. К высейным видам постепенно добавлялись и спонтанно внедряющиеся виды сообществ, на месте которых были созданы «агропустыни».

9.5. Концепция климакса в растительности

Концепция климакса разрабатывалась американскими экологами в конце XIX и начале XX вв. Наиболее полно она была развита Ф.Клементсом, представления которого получили название моноклимакса в растительности. При *моноклимаксе* в пределах одной климатической зоны все фитоценозы в ходе сукцессии должны конвергировать к одному климаксовому фитоценозу. Например, в тайге болота, в которых торфяные залежи достигли определенной мощности, должны зарости лесом, на скалах должна образоваться почва и тоже вырасти лес и т.д. В каждой климатической зоне на любых типах субстратов в результате сукцессии все фитоценозы конвергируют в один тип. Для тайги это будет еловый лес, для степной зоны – ковыльная степь, для тундры – сообщества мелких ив, осок и лишайников.

Клементс считал, что климаксовый фитоценоз формируется очень долго – тысячи и десятки тысяч лет. При этом он допускал возможность различных отклонений от основного климакса, который назывался *климатическим*. Так, если был фактор, который препятствовал формированию климакса (например, выпас), то возникающие фитоценозы назывались *дисклимаксовыми*, а если формирование климакса мешали местные экологические факторы (например, паводки в пойме), то образованные фитоценозы получали название *субклимакса*, и т.д. К концу жизни (Клементс работал почти 50 лет) он выделил около 30 различных вариантов климакса. Климаксовые устойчивые фитоценозы Клементс противопоставлял серийным, т.е. сукцессионным.

Представления Ф.Клементса (Clements, 1904, 1916) о моноклимаксе были поддержаны сравнительно небольшим числом ученых (из российских исследователей их горячим поборником был С.А.Разумовский, 1981) и, как уже отмечалось, стали объектом критики современников, особенно Г.Найкольса (Nichols, 1917) и А.Тенсли (Tansley, 1935), которые предложили концепцию поликлимакса.

При *поликлимаксе* в одной климатической зоне фитоценозы разных местообитаний изменяются в ходе сукцессии, но в один тип не конвергируют, а на песках, скалах, болотистых местообитаниях и т.д. формируют свои климаксы.

В 50-х годах Р.Уиттекер (Whittaker, 1953) предложил третий вариант концепции климакса – климакс-континуум (climax-pattern): между климаксовыми фитоценозами существуют переходы, и поэтому количество климаксов в поликлимаксе стремится к бесконечности. В каждой точке – свой индивидуальный климакс.

Уиттекеру же принадлежит оригинальная классификация климаксов по критерию длительности жизни доминантов серийных и климаксовых сообществ:

акклимакс, когда время генерации доминантов меньше цикла изменений условий среды. Флюктуации сообществ постоянны. Климаксовые и серийные сообщества неразличимы (пример – планктон);

циклоклимакс, когда цикл генерации доминантов совпадает с годовыми колебаниями условий среды. Климаксовые сообщества, как и серийные, могут быть охарактеризованы главными доминантами-однолетниками (пример – синюзии однолетников в пустыне);

катаклимакс, когда генерация доминантов происходит в период между повторяющимися нарушениями среды, уничтожающими растительность (пожары, сели). Климаксовые и серийные сообщества в большей или меньшей степени различаются;

суперклимакс, когда генерация доминантов длительна, изменения среды незначительны. Биомасса низка, популяции растений более или менее стабильны. Серийные и климаксовые сообщества формируются одними и теми же видами и различаются лишь структурой (пример – тундры);

эуклимакс, когда генерация доминантов длительна и состав доминантов изменяется более или менее непрерывно в ходе сукцессии. Биомасса высокая. Серийные сообщества хорошо отличаются от климаксовых (классическая «клементсовская» сукцессия, которая приводит к развитию лесной растительности).

В современной фитоценологии концепция климакса весьма важна, но климакс не абсолютизируется, а понимается как тенденция формирования фитоценозов зонального типа. На основе представлений о моноклимаксе была сформулирована концепция сукцессионной системы С.А.Разумовского (1981) как совокупности всех серийных сообществ одного климакс-района. И.Б.Кучеров («Антропогенная динамика растительного покрова...», 1995) также использовал это понятие, но положил в основу сукцессионной системы представления о поликлимаксе.

Понятие сукцессионной системы очень удобно, особенно в районах с растительностью, сильно нарушенной влиянием человека. При нарушениях техногенного характера (территорий интенсивной нефтедобычи или добычи других полезных ископаемых) целесообразно говорить о техногенной сукцессионной системе (Миркин, Миронова, 1999), которая объединяет все стадии изменения растительности после нарушений и в ходе аллогенных восстановительных сукцессий при естественной или стимулируемой человеком рекультивации.

Климакс никогда не бывает абсолютным, так как на регенерационные процессы в фитоценозах влияет изменение климата, видообразование и появление (или занос) новых видов. По существу, климаксовые фитоценозы – это фитоценозы, находящиеся в стадии очень медленного изменения.

9.6. Эволюция фитоценозов

Эволюция фитоценозов, как и сукцессия, – постепенный процесс. В ряде случаев затруднительно однозначно принять тот или иной процесс за сукцессию или эволюцию, хотя указанные процессы, как уже отмечалось, принципиально отличаются. Сукцессия – это «повторение пройденного». И раньше зарастали озера, происходили сукцессии при развитии речных пойм или таянии ледников. Поэтому как серийные, так и климаксовые сообщества в сукцессии уже где-то либо были, либо есть. При эволюции формируются новые ансамбли видов, которые могут быть похожи или не похожи на уже существующие, но они не повторяют их.

9.6.1. Модель сеткообразной эволюции

Сторонники дискретного понимания природы фитоценоза воспринимали его как целостность, в ходе эволюции которой происходит взаимоприспособление, т.е. коадаптация составляющих фитоценоз видов растений. Чем дольше существует фитоценоз, тем более взаимоприспособлены и подогнаны друг к другу виды. Исследователи говорили о «естественном отборе второго порядка». Возникновение новых типов растительности рассматривалось ими как следствие процессов «деления» и «гибридизации» исходных типов, которые назывались вкладчиками. Например, луговой тип растительности они представляли как результат «гибридизации» травяного покрова широколиственных лесов, альпийского высокогорья и степей.

У континуалистов иной взгляд на эволюцию фитоценозов. Они считают, что фитоценозы как целостности не эволюционируют и отбора второго порядка (т.е. на уровне сообществ) не происходит. Наиболее полно взгляды континуалистов на эволюцию выразил Р.Уиттекер (1980), рисунок из книги которого мы приводим (рис. 12). При коадаптационном понимании эволюции (левая часть рисунка) из одного исходного типа фитоценоза А образовалось три новых – С, D, E. При понимании эволюции как сеткообразного процесса (правая часть рисунка) из континуума, условно разделенного на два типа фитоценозов –

А и В, образовался другой континуум, условно разделенный на три типа фитоценозов – С, D, E.

Эволюция фитоценозов представляет собой сеткообразный процесс: виды эволюционируют независимо друг от друга, совмещаясь в одном фитоценозе за счет дифференциации экологических ниш. При этом устойчивые связи между видами (кроме случаев «хозяин–паразит») не возникают. Каждый вид по-своему приходит в фитоценоз и по-своему уходит из него.

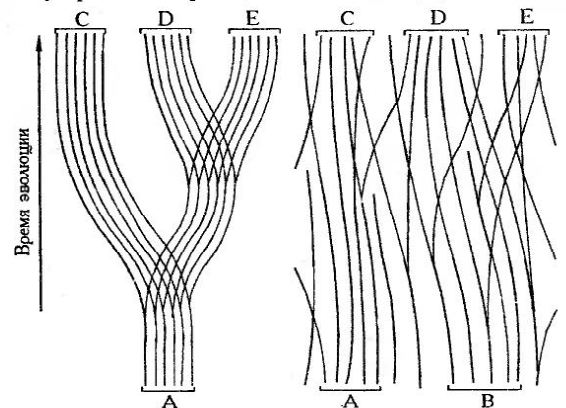


Рис. 12. Графическое изображение моделей эволюции фитоценозов (по Уиттекеру, 1980): слева – эволюция фитоценозов как целостностей, справа – сеткообразная модель эволюции

Важнейшим процессом континуалисты считают *диверсификацию* видов, т.е. эволюцию не «к», а «от» с повышением несходства видов. Несходство видов позволяет им занимать разные экологические ниши в одном фитоценозе и, следовательно, снижать конкуренцию. Различающиеся по биологии и экологии виды легче сочетаются в фитоценозах, чем виды со сходными потребностями в ресурсах.

Диверсификация отражает основополагающий принцип континуализма – индивидуальность биологии и экологии видов. Чем более диверсифицирована флора, тем больше возможностей для «упаковки» видов в сообществе.

В ходе эволюции, как и при сукцессии сообществ, конкуренция не усиливается, а, напротив, ослабевает. Дж.Периш и Ф.Безас (Parrish, Bazzaz, 1882) показали, что в пионерном сообществе дифференциация ниш видов в подземной части выражена слабо, но резко возрастает в сообществах продвинутых ста-

дий сукцессии. Аналогичные данные о низком уровне конкуренции в климаксовых сообществах широколиственных лесов Японии привел Т.Хара (Hara, 1995).

Возможно, что Р.Уиттекер понимал эволюцию фитоценозов несколько упрощенно. Есть данные о том, что некоторое «привыкание» видов друг к другу все-таки имеет место, хотя в его основе лежит не коадаптация, а преадаптация: в природе существуют ранее сформировавшиеся экотипы, которые и дополняют того или иного партнера по фитоценозу.

Работы Р.Теркинтона о «тонкой биотической дифференциации фитоценозов» (Turkington, 1979; Turkington, Mehrhoff, 1990) показали, что у вегетативно размножающегося клевера ползучего (*Trifolium repens*) есть несколько экотипов, каждый из которых лучше приспособлен к обитанию в соседстве с определенным видом злаков. В эксперименте эти экотипы «узнавали» своих соседей и в смеси с ними имели более высокую продуктивность. Поскольку опыты Теркинтона уникальны и об аналогичных исследованиях ничего не известно, остается неясным, является ли «привыкание» только особенностью сообитания злаков и клевера ползучего или на этом примере выявлена общая закономерность.

9.6.2. Антропогенная эволюция

Процесс естественной эволюции, в результате которой сформировалось современное разнообразие растительности в соответствии с разнообразием типов климата и почв, протекал очень медленно. В последние два столетия он полностью подавлен быстрым процессом эволюции под влиянием человека — антропогенной эволюцией.

Антропогенная эволюция может быть целенаправленной (программируемой), когда человек ставит задачу создать новые типы фитоценозов, соответствующие его потребностям, и стихийной, которая спонтанно сопровождает хозяйственную деятельность человека. Стихийная антропогенная эволюция сегодня несравненно более значима, чем целенаправленная.

Рассмотрим основные варианты того и другого процесса.

Целенаправленная антропогенная эволюция. Этот процесс широко распространен практически во всех странах и проявляется в следующем:

замене естественной растительности на искусственные фитоценозы;

интродукции видов из других районов и включении их в состав естественных или искусственных фитоценозов;

изменении состава естественных фитоценозов за счет введения новых видов и культурваров;

конструировании новых типов искусственных фитоценозов (полевых, лесных, парковых, рекультивационных на техногенных субстратах и т.д.).

Для каждого варианта такой антропогенной эволюции трудно подобрать примеры, так как ее результатом являются и садово-парковые комплексы с множеством экзотов, и лесные посадки с интродуцированными видами древесных растений (вплоть до американской секвойи в Крыму). И все же роль целенаправленной эволюции сравнительно невелика.

Стихийная антропогенная эволюция. В процессе этой эволюции наблюдается следующее:

занос видов из других районов (см. также § 3.3). Этот процесс привел к тому, что во флоре любого района мира значительная часть видов — заносные. Из 6000 видов, составляющих флору Италии, 1000 заносных (Hruska, 1987). Во флорах разных районов Европейской части РФ заносные виды составляют 20–30%. Ярким примером эволюции такого рода является процесс «африканизации» американских саванн (White, 1977). Под действием высоких пастбищных нагрузок, вызванных большим поголовьем скота, разведенного заселившими Америку европейцами, произошла деградация злаковников. В них распространились рудеральные виды африканского происхождения, которые были завезены в Америку черными рабами (*Panicum maximum*, *Brachiaria mutica*, *Hyperrhenia ruta* и др.);

уничтожение части видов и снижение генотипического разнообразия сохранившихся видов. Сегодня каждый десятый вид растений находится под угрозой исчезновения, и «Красные книги» постоянно пополняются новыми видами. Происходит обеднение фитоценозов. Например, в Башкортостане как угрожаемые на страницы «Красной книги» попали все виды ковылей, кроме ковыля-волосатика. А в недалеком прошлом Башкортостан был краем, где пастбища были представлены богатыми ковыльными степями;

смещение границ растительности в результате хозяйственной деятельности человека. Сегодня граница степной зоны повсеместно смещена к северу под влиянием интенсивного использования леса. В Африке по той же причине саванна наступает на сухие тропические леса (Scarpe, 1992);

возникновение новых устойчивых к влиянию человека вторичных типов фитоценозов. Пример этого варианта эволюции — развитие бедных видами пастбищных сообществ, которые отсутствовали до того, как в результате распашки земель была сокращена площадь естественных кормовых угодий, а поголовье скота увеличилось в связи с ростом народонаселения и повышением спроса на продукты животноводства;

формирование новых фитоценозов на антропогенных субстратах вследствие их самозарастания. На отвалах горных пород возникают сочетания видов, которые отсутствовали в природе.

Антропогенная эволюция растительности протекает в городах, в которых формируются особые сообщества из видов, адаптированных к высоким антропогенным нагрузкам. Среди этих видов много заносных, поэтому растительные сообщества городов, достаточно удаленных друг от друга, сходны. Возник особый раздел фитоценологии – *урбанифитоценология* (от лат. урбанус – городской), которая изучает процесс антропогенной эволюции растительности в городах (Ишбирдин, Ишбирдина, 1990; Миркин, Сахапов, 1990).

Для обобщенного отражения стихийной антропогенной эволюции используется термин *синантропизация растительности*. Задача человечества – поставить под контроль стихийные формы эволюции, разрушающие естественную растительность.

9.7. Методы изучения динамики растительности

При изучении динамики растительности используют прямые и косвенные, методы (Александрова, 1964). *Прямые методы* – это долгие наблюдения за постоянными площадками, сопоставление карт растительности, составленных в разное время, исследование спор и пыльцы в сапропеле озер, куда они заносятся с окружающей растительности и послойно захораниваются в увеличивающихся по мощности донных отложениях. Существуют и специфические методы изучения отдельных типов растительности. Например, по срезу ствола дерева можно точно установить время и число пожаров, которое оно перенесло (так называемый метод шрамов).

Прямые методы наиболее точно и объективно характеризуют процессы динамики, но использовать их можно далеко не всегда. При экстраполяции пространственных рядов динамики растительности во времени используют *косвенные методы*. Например, в горах описывают участки растительности на почвах разной мощности и выстраивают описанные фитоценозы в ряд, предположив, что сукцессия идет при увеличении слоя почвы. В результате получают картину изменения растительности при нарастании мощности почвенного слоя под действием фитоценоза, развивающегося по модели благоприятствования. Аналогично по растительности участков озера с разной глубиной строят схему его зарастания и т.д. Абсолютные оценки возраста таких сообществ можно получить радиоуглеродным методом.

Современная фитоценология очень осторожно относится к изучению динамики растительности косвенными методами, хо-

тя из-за скоротечности человеческой жизни полностью от них отказаться, видимо, нельзя. Тем более что, например, при изучении зарастания отвалов пустой породы можно подобрать отвалы разного возраста отсыпки на основе маркшейдерских данных и практически безошибочно экстраполировать пространственный ряд во временной.

Возможно построение сукцессионных схем на основе разделения серийного ряда на условно дискретные стадии или описания сукцессии как непрерывного процесса. В этом случае построенную схему сукцессии называют хроноклином.

На рис. 13 приведен пример хроноклина, описывающего сукцессию в пойме реки (см. разд. 9.3.3). Из него видно, что на смену видам *Nardosmia laevigata*, распространенному на прибрежных отмелях, и *Bromopsis inermis*, связанному с отложениями в прирусловой пойме толстого слоя наилка легкого гранулометрического состава, приходят виды, выдерживающие умеренную аллювиальность (*Festuca pratensis*, *Rubus caesius*), и, наконец, виды лесов на участках поймы, выходящих из сферы заливания (*Asarum europaeum*, *Paris quadrifolia*).

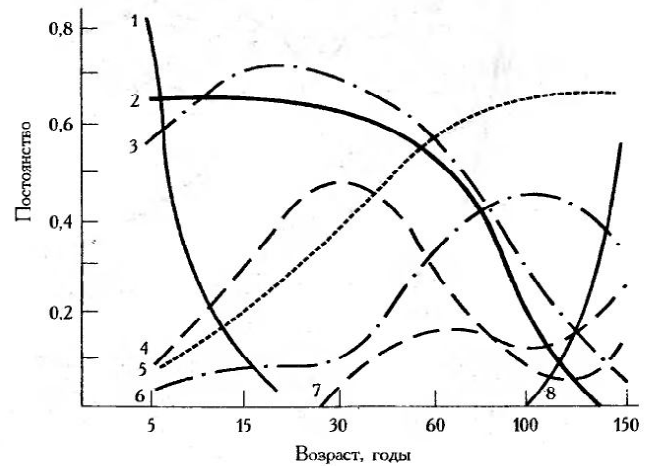


Рис. 13. Хроноклин изменения постоянства некоторых видов пойменного леса в ходе сукцессии в пойме реки Большой Инзер (Башкортостан): 1 – *Nardosmia laevigata*, 2 – *Bromopsis inermis*, 3 – *Rubus caesius*, 4 – *Festuca pratensis*, 5 – *Ficaria verna*, 6 – *Brachypodium pinnatum*, 7 – *Paris quadrifolia*, 8 – *Asarum europaeum*

На рис. 14 приведен аналогичный хроноклин, отражающий динамику зарастания отвала пустой породы. Такой вариант сукцессии нами уже рассматривался (см. разд. 9.4.4), но как иллюстрация достаточно замедленного процесса в условиях сурового климата Севера и бедных субстратов. В этом примере условия благоприятны в отношении как климата, так и химического состава субстрата отвала, и потому процесс протекает более интенсивно. Ясно видно, что с увеличением возраста сообщества происходит смена видов-однолетников (*Salsola collina*, *Polygonum aviculare*, *Sinapis arvensis*) видами-многолетниками (*Medicago lupulina*, *Poa angustifolia*, *Tussilago farfara* и др.).

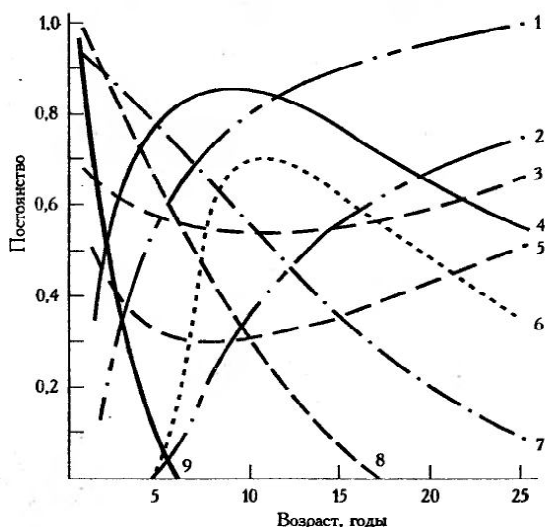


Рис. 14. Хроноклин изменения постоянства некоторых видов на Кумертауских буроугольных отвалах, Башкортостан (по Федорову, Горюхиной, 1987): 1 – *Medicago lupulina*, 2 – *Poa angustifolia*, 3 – *Tussilago farfara*, 4 – *Matricaria perforata*, 5 – *Echium vulgare*, 6 – *Melilotus albus*, 7 – *Polygonum aviculare*, 8 – *Salsola collina*, 9 – *Sinapis arvensis*

ВЫВОДЫ

Изучение динамики растительности в период резкого возрастания влияния человека на экосистемы – важнейший раздел НОР и экологии. Высокий уровень развития современной теории динамики растительности

был подготовлен длительной историей изучения этой проблемы, этапными фигурами в которой были американские ученые Фредерик Клементс и Роберт Уиттекер и россиянин Владимир Николаевич Сукачев.

Разнообразие форм динамики растительности сводится к трем классам: нарушения (скачкообразное разрушение растительности), экологические сукцессии, эволюция растительности. В двух последних случаях изменения растительности постепенны, но при сукцессиях не возникает новых типов сообществ, а при эволюции формируются сообщества, которые ранее не существовали (они могут возникать как за счет сложения видов в новые комбинации, так и за счет обеднения или обогащения уже существующих сообществ).

Сукцессии разделяются на изменения под влиянием внутренних факторов (автогенные сукцессии – сингенез, эндозоогенез соответственно при несущественном и существенном изменении растительностью условий среды) и внешних факторов (аллогенные сукцессии – гейтогенез и гологенез, соответственно изменения отдельных фитоценозов и сопряженные изменения растительности ландшафта).

В современной НОР сукцессии понимаются как стохастические процессы непрерывных изменений растительности, которые могут протекать в соответствии с различными моделями – благоприятствования, толерантности, ингибирования, нейтральности. Наряду с автогенными и аллогенными сукцессиями возможны изменения растительности сложной автогенно-аллогенной природы.

Фактором динамики растительности является человек, который может вызывать разнообразные аллогенные и автогенные (вторичные восстановительные) сукцессии. Возможны управляемые сукцессии (в травосмесях, при создании «агростепей», при удобрении естественных лугов и т.д.).

Важную роль в представлениях о динамике растительности играет концепция климакса, т.е. относительно устойчивого и равновесного с климатом состояния растительности. Эта концепция плюралистична (представления о моноклимаксе, поликлимаксе и климакс-континууме).

Эволюция растительности понимается как сеткообразный процесс независимого (или относительно независимого) вхождения в сообщества видов с разными экологическими и биологическими характеристиками. Эти виды сосуществуют в сообществе благодаря дифференциации экологических ниш. Устойчивых коадаптаций видов в ходе эволюции сообществ не происходит.

Глава 10 КЛАССИФИКАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ (СИНТАКСОНОМИЯ)

Классификация является важнейшим элементом любой науки, по словам великого Линнея, ее «ариадниной нитью». С.В.Мейен (Meуen, 1988) считал биологические объекты столь

сложными для классификации, что даже рассматривал ее как раздел теоретической биологии.

НОР не представляет исключения из этого правила. Классификация растительности (синтаксономия) всегда была ее центральной частью. Более того, уровень развития классификации отражал общий теоретический уровень состояния науки. Год 1910, когда на III Международном ботаническом конгрессе в Брюсселе было принято определение растительной ассоциации как основной единицы классификации растительности (аналога вида у растений), рассматривается как год завершения предистории и начала истории фитоценологии (Трасс, 1976; Миркин, 1985).

10.1. Синтаксономия и таксономия

Синтаксономия использует опыт таксономии, которая к началу нашего столетия, когда активно начала развиваться синтаксономия, была уже развитой наукой.

Сложность классификации растительности объясняется тем, что в отличие от растений растительные сообщества — это условности, объединенные в многомерный континуум.

Таксономия хотя бы в некоторых семействах позволяет выделять реально существующие дискретные биологические виды и, используя их как эталоны, в том же масштабе разбивать на условные таксономические виды те совокупности растений, в которых биологические виды установить нельзя. В синтаксономии таких эталонов нет. Масштаб ассоциаций и других синтаксономических единиц родился из коллективного опыта создания классификаций, удобных для использования.

Сложность классификации, кроме того, усиливается невысоким уровнем целостности растительных сообществ. Взаимозависимость видов на градиентах имеет место, но остается все-таки достаточно слабой. Как итог этих слабых «фитосоциологических» связей, архетипы (т.е. наборы диагностических признаков) синтаксонов оказываются весьма рыхлыми, что в корне отличает синтаксономию от таксономии.

В таксономии признаки класса, порядка, семейства, рода в большинстве случаев представлены у входящих в их состав видов. В синтаксономии диагностические виды высших единиц (классов, порядков, союзов) вовсе не обязательно (и даже крайне редко) полно представлены в сообществах синтаксонов низших рангов. А некоторые маловидовые сообщества, например водных макрофитов, вообще не имеют архетипа высших единиц и включают те же самые диагностические виды, на основе которых выделены ассоциации. Поэтому синтаксономисты должны были искать свои методические подходы к выделению иерархических типов — синтаксонов.

Иным было основное направление поиска критериев для установления типов: в таксономии система основывалась на устойчивых морфологических признаках (по преимуществу, цветка), гипотетически отражающих филогенетические закономерности формирования разнообразия, в синтаксономии — на отражении в растительности свойств экотопов и стадий сукцессии, т.е. на главных организующих факторах ее формирования.

10.2. Основные подходы к классификации

Как было показано в обзорах проблемы классификации растительности (Whittaker, 1962; Александрова, 1969; Миркин, 1989), вплоть до начала 70-х годов в подходах к классификации отмечался редкий разнородный. Однако все их можно разделить на *дедуктивные*, когда растительность делится на классы последовательно уменьшающегося объема, и *индуктивные*, когда сообщества объединяются в аналогичные классы по сходству.

По критериям установления синтаксонов различают *физиономические (доминантные)* и *флористические* подходы к классификации. При этом, как подчеркнул Уиттекер, в развитии классификации проявилась «экология экологов»: фитоценологи, классифицирующие лесную растительность, тяготели к доминантным критериям (*северная традиция*), а исследователи травяных и кустарниковых сообществ — к флористическим (*южная традиция*).

В настоящее время в подходах к классификации четко намечалась тенденция унификации. Рассмотрим наиболее распространенные подходы.

10.2.1. Классификации по доминантам

Физиономические классификации (на основе жизненных форм доминантов) представляют дедуктивный подход и северную традицию. Они возникли при систематизации сообществ лесов с выраженными доминантами. Однако вплоть до начала 70-х годов в СССР по доминантам классифицировалась любая растительность независимо от того, насколько выражены доминанты и в какой степени они влияют на состав растительных сообществ.

Основными единицами этой классификации являются *формация* — совокупность сообществ с одним доминантом (реже с группой доминирующих видов одной экоморфы, см. § 1.1), и *ассоциация*, которая выделялась по 2–3 доминантам. Эта простая система (синтаксоны устанавливаются прямо в поле) в какой-то мере оправдывала себя в лесах. В лесных сообществах доминанты

устойчивы, и формации дубняков, сосняков или лиственничников, а также ассоциации, подобные ельнику-кисличнику или дубняку снытевому, было легко выделить дедуктивно уже в поле.

Однако такой подход оказался полностью неприемлемым для сменно-доминантной растительности лугов и тем более агроценозов (сообществ посевов). Доминанты в этих сообществах меняются не только в разные годы, но и в разные сезоны одного года. Поэтому одно сообщество в разные годы и даже в разные сезоны года нужно было относить к разным ассоциациям и формациям. Кроме того, качество классификаций (любого типа растительности) ухудшалось различиями экологических и географических ареалов доминантов. Так, формация эвритона-космополита сосны обыкновенной, которая имеет очень широкий ареал (сосна может произрастать и на сфагновых болотах, и на известняковых скалах), была по объему несопоставима с формацией стенопола ольхи черной, связанной с низинными зутрофными болотами; формация стенопола-олиготрофа душистого колоска – с формацией эвритона пырея ползучего и т.д.

В итоге этот подход в 70–90-е годы был постепенно вытеснен эколого-флористическим подходом Браун-Бланке, хотя доминантные типы по сей день используются в России и США для предварительной ориентировки в материале.

10.2.2. Биомы

В современной НОР для установления высших единиц биогеографической классификации Земли используются физиономические критерии. Высшая единица классификации экосистем – *биом* (формация) как совокупность сообществ с господством одной жизненной формы. В отечественной географии биому соответствует природная зона – тундровая, хвойных лесов, широколиственных лесов, лесостепная, степная, полупустынная и т.д. Существует несколько систем биомов (Х.Вальтера, Ю.Одума, Р.Уиттекера), из которых самая простая – система Ю.Одума (1986). Приведем ее с краткими комментариями.

Тундры – безлесные пространства, расположенные севернее лесного биома.

Тайга – лесные территории с доминированием хвойных деревьев (ели – р. *Picea*, сосны – р. *Pinus*, пихты – р. *Abies*, лиственницы – р. *Larix*).

Широколиственные листопадные леса – южная часть лесной зоны с более теплым, чем в биоме тайги, климатом. Основные доминанты лесов – дуб (р. *Quercus*), липа (р. *Tilia*), ильм (р. *Ulmus*), береза (р. *Betula*), осина (р. *Populus*).

Степи – безлесные пространства с черноземными почвами, растительный покров которых сформирован главным образом

злаковыми сообществами с преобладанием ковылей (р. *Stipa*), типчака (*Festuca valesiaca*) и других засухоустойчивых растений. Между биомами широколиственных лесов и степей расположен экотон – лесостепь, где чередуются участки леса и степи, в основном благодаря влиянию хозяйственной деятельности человека.

Саванны – территории, где доминируют травяные сообщества с разреженным покровом деревьев в теплых и достаточно увлажненных (осадков 1000–1500 мм/год) условиях.

Чапараль и жестколистные леса – биом засушливого климата с обильными зимними дождями, распространен в Средиземноморье, Северной Америке и Австралии.

Пустыни – пространства, где количество осадков меньше 250 мм/год. Растительность представлена кустарниками, кустарничками, резе деревьями, например саксаулом (р. *Haloxylon*).

Полувечнозеленые сезонные (зимнезеленые) тропические леса – тропические районы с периодами засухи летом или зимой.

Тропические (вечнозеленые) дождевые леса – тропические районы, где количество осадков превышает 2000 мм/год при отсутствии длительных засушливых периодов.

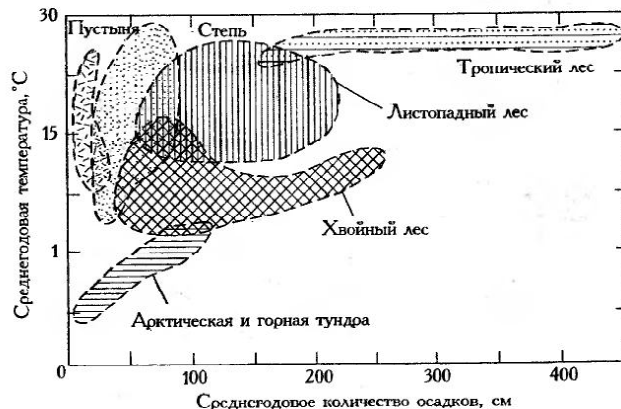


Рис. 15. Климатические диаграммы шести основных биомов по среднегодовой температуре и среднегодовому количеству осадков (по Одуму, 1986)

На рис. 15 показана связь биомов и климатических факторов. Одум предложил также классификацию биомов пресноводных и морских экосистем, которую мы не рассматриваем.

10.2.3. Эколого-флористическая классификация (система Браун-Бланке)

Эколого-флористическая классификация основана на дедуктивно-индуктивном подходе, при котором главную роль играет процесс установления синтаксонов «снизу» путем группирования сообществ по сходству флористического состава, отражающего экологические условия и стадию сукцессии.

Общая характеристика метода

Синтаксоны эколого-флористической классификации устанавливаются на основе диагностических видов, среди которых различают характерные, дифференцирующие и константные.

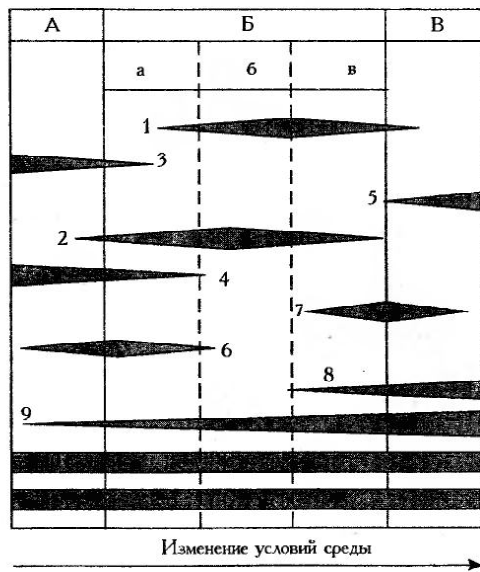


Рис. 16. Схема, показывающая основные варианты диагностических видов в системе Браун-Бланке: А, Б, В — ассоциации; а, б, в — субассоциации; 1, 2 — характерные виды ассоциации Б; 3, 4 — характерные виды ассоциации А; 5 — характерный вид ассоциации В; 6, 7 — дифференциальные виды субассоциации а; 8 — дифференциальный вид субассоциации в; субассоциация б выделяется по критерию отсутствия дифференциальных видов субассоциаций а и в; 9, 10, 11 — константные виды, которые могут быть характерными для классификационных единиц более высокого ранга

Характерные виды встречаются только в одном синтаксоне или встречаются в этом синтаксоне чаще, чем в других (т.е. центрированы в нем).

Дифференцирующие виды диагностируют границы своего ареала и входят в состав нескольких синтаксонов.

Константные виды встречаются с высоким постоянством и часто с высоким обилием, но проходят через этот синтаксон «транзитом». Виды, константные для низших единиц (ассоциации или союза), могут быть дифференцирующими или характерными для высших единиц — порядка или класса. Различия трех групп диагностических видов показаны на рис. 16. Впрочем, различия характерных и дифференцирующих видов весьма условны, и потому очень часто их рассматривают как единую группу диагностических видов (но в этом случае к ней не относят константные виды).

Синтаксономические ранги

При наименовании таксона указывается автор, а при наименовании синтаксона — еще и дата его установления. Последнее связано с большей условностью синтаксонов по сравнению с таксонами, недостаточной четкостью критериев их различения и потому возможностью появления различных названий для одного и того же типа фитоценоза и одного названия для разных типов фитоценозов. Указание даты позволяет определить приоритетное название.

В табл. 18 приведены примеры названий синтаксонов для двух типов растительности: сегетальной (сообществ полевых сорняков) и луговой.

Конструирование названий синтаксонов, их видоизменение и отмена регулируются специальным «Кодексом фитосоциологической номенклатуры», который был опубликован впервые на немецком, английском и французском языках в 1976 г., а на русском языке — в 1988 г. Главная идея «Кодекса» — охрана приоритетных прав ученых, впервые описавших тот или иной синтаксон, строгие правила конструирования названий и требование обязательного документирования описываемых синтаксонов фитоценологическими таблицами (т.е. таблицами полных геоботанических описаний, см. приложение). Синтаксон, описанный в соответствии с требованиями «Кодекса», обладает валидностью, т.е. законностью, и признается всеми фитоценологами.

Синтаксономические единицы понимаются в следующем объеме.

Класс — это единица с выраженной собственной физиономией, флористическая комбинация при установлении класса

стоит на втором месте. У многих классов, представляющих вторичные сообщества (например, у лугового класса *Molinio-Arrhenatheretea*), флористическая комбинация постепенно меняется от его западных границ к восточным.

Таблица 18

Номенклатура синтаксонов эколого-флористической классификации

Синтаксономический ранг	Окончание	Растительность	
		сегетальная	луговая
Класс	-etea	Secalietea Br.-Bl. 1951	Molinio-Arrhenatheretea R. Tx. 1937
Порядок	-etalia	Secalietalia Br.-Bl. 1931 em. J. et R. Tx. 1960	Galietalia veri Mirkin et Naumova 1986
Союз	-ion	Galeopson bifidae Abramova in Mirkin et al. 1985	Trifolion montani Naumova 1986
Подсоюз	-enion		Caricenion praecocis Mirkin et Naumova 1986
Ассоциация	-etum	Galeopsetum bifidae Abramova in Mirkin et al. 1985	Polygono sibirici-Puccinellietum tenuiflorae Mirkin et al. 1985
Субассоциация	-etosum	Galeopsetum bifidae fumaretosum Abramova in Mirkin et al. 1985	Polygono sibirici-Puccinellietum tenuiflorae alopecuretosum Mirkin et al. 1985
Вариант		Typicum	Typicum
Фация	-osum	Chenopodiosum albae	Glaudosum maritimae

Порядок – крупный вариант класса. В отличие от классов порядки устанавливаются на основе флористических критериев, хотя, разумеется, у разных порядков одного класса есть и физиономические различия.

Союз и ассоциация – следующие единицы синтаксономической иерархии. Сообщества, входящие в их состав, обладают высокой экологической и флористической общностью. Часто союз является географическим или экологическим вариантом порядка, а ассоциация аналогично представляет собой географический или экологический вариант союза (т.е. союз в разных районах представлен различными ассоциациями).

Ассоциация разделяется на более дробные единицы – **субассоциации** и **варианты**, устанавливаемые на основе флористических различий.

Самыми дробными единицами являются **фации**, которые внутри субассоциации или варианта выделяются по доминантам.

Несмотря на то, что синтаксономисты разных стран строго следуют «Кодексу», это не исключает определенных различий в понимании единиц. Например, в Чехии и Словакии ассоциацию понимают более дробно, чем в ФРГ и Польше. В Польше обязательно используют характерные виды (считается, что для выделения ассоциации необходим хотя бы один характерный вид), в Чехии и России к характерным видам обращаются редко и чаще используют комбинации диагностических видов синтаксонов (которые, как отмечалось, включают и характерные, и дифференцирующие виды).

Достоинства метода Браун-Бланке

Рассмотрим особенности подхода Браун-Бланке, которые обеспечили его популярность и превратили самого Браун-Бланке в «фитосоциологического Линнея».

Развитая методология, в основе которой лежит **редукция непрерывности до дискретности**. В логике метода заложены возможности классифицирования любой растительности независимо от того, дискретна она или непрерывна.

Высокая информативность синтаксонов, отражающих экологические условия и сукцессионный статус сообществ. С экологическим и сукцессионным статусом коррелированы многие другие существенные признаки сообщества, отражающие его функцию: продуктивность, видовое богатство, синморфология, синфенология.

Гибкость критериев классификации. Флористические критерии – основные, но не единственные, и широко дополняются физиономическими, экологическими и ботанико-географическими критериями, которые как бы «стоят за» классификацией.

Открытость системы, преемственный характер развития классификации. При развитии синтаксономии возможны любые ее дополнения: уточнение диагноза уже выделенных синтаксонов, встраивание новых синтаксонов в уже существующую иерархию, дополнение ее новыми высшими единицами.

Совершенная система номенклатуры. Синтаксономия имеет свои собственные правила опубликования результатов классификации и документирования принятых решений на основе «Кодекса фитосоциологической номенклатуры».

Развитая форма документирования результатов синтаксономического исследования. Эта часть системы Браун-Бланке также регламентируется «Кодексом». Для описания нового синтаксона необходима публикация хотя бы одного (обычно 10 и более) полного геоботанического описания, которое его представляет.

Метод Браун-Бланке в России

Мы уже говорили, что метод Браун-Бланке в России и странах ближнего зарубежья (особенно на Украине и в Литве) постепенно вытесняет доминантные классификации, хотя его распространение началось лишь в 70-х годах. Число классов растительности на территории бывшего СССР в настоящее время достигло 77, причем большая их часть представлена на территории России. Число выделенных ассоциаций приближается к 1500. Синтаксономические исследования охватили Южную Сибирь, Арктику, Карпаты, отдельные районы Средней Азии и Дальнего Востока. Российские синтаксономисты включились в выполнение международных проектов, таких как «Обзор растительности Европы».

Из 77 классов, установленных для территории бывшего СССР к настоящему времени, 22 класса – новые (т.е. ранее не описывались в других странах). Это отражает специфику растительности гигантской территории России.

10.3. «Континуализация» синтаксономии

Метод Браун-Бланке появился как отражение концепции «единиц в растительности». Однако он оказался «преадаптированным» к континуальному видению растительности. В последние годы произошла «континуализация» синтаксономии, которая подтолкнула к разработке ряда новых теоретических и методических положений.

10.3.1. Развитие теории

Сторонники концепции «единиц в растительности» считали возможным построение естественной классификации, отражающей реально существующие типы сообществ. Для континуалистов естественность классификации – это предел, к которому можно приблизиться при увеличении объема исходных данных и совершенствовании методов, но который недостижим.

В табл. 19 даны основные антиномии представлений континуалистов и «дискретников» по вопросу о естественности классификации.

Континуалисты считают, что растительность по-разному «податлива» классификации, т.е. обладает различной *классифицируемостью*, отражающей дискретность растительности. При одинаковой интенсивности изменения экотопической среды классифицируемость тем выше, чем меньше число доминантов и больше их средообразующее (зидификаторное) влияние на состав сообществ.

Из признания различий классифицируемости у разной растительности вытекает важный для практики вывод: качество классификации будет различным для разной растительности. Никогда качество классификации рудсральных или сеgetальных сообществ не приблизится к естественности настолько, насколько это возможно при классификации ельников, где существенно влияние сильного зидификатора.

Континуум растительности создает объективные предпосылки для нескольких равноценных классификаций растительности в одной и той же совокупности фитоценозов и при использовании одного и того же подхода.

Таблица 19

Сравнение взгляда на классификацию сторонников «дискретного» и континуального понимания природы растительности

Позиция	«Дискретники»	Континуалисты
Объективность результата классификации	Объективен, классификация естественна. Возможно лишь одно правильное синтаксономическое решение	Объективность относительна, классификация искусственна и может лишь приближаться к естественной
Архетип	Четкое разделение видов на характерные и дифференцирующие. Диагностические комбинации видов устойчивы на всем ареале синтаксонов	Разделение видов на характерные и дифференцирующие относительно. Диагностические комбинации видов могут меняться на протяжении ареала
Характер синтаксономических ревизий при развитии классификации	Повышение или понижение ранга синтаксонов при сохранении целостности их внутренней структуры и диагностических комбинаций	Возможен пересмотр всей иерархии синтаксонов и изменение состава диагностических комбинаций

Принцип множественности синтаксономических решений объясняет разночтение в понимании объема выделяемых единиц и синтаксономические ревизии, когда синтаксон низшего синтаксономического ранга может быть перенесен из одного синтаксона высшего ранга в другой в результате синтаксономического скольжения «по горизонтали» либо повышает или понижает свой ранг за счет синтаксономического скольжения «по вертикали».

При создании классификаций используется *прагматический подход*. Любая классификация рассматривается как рабочее приближение, и если ее уровень достаточен для практического

использования, то дальнейшее совершенствование классификации нецелесообразно.

Прагматический подход включает пять основных положений:
необходимость – нужно классифицировать любую растительность;
доступность – критерии классификации должны легко улавливаться на глаз;
информативность – классификация должна отражать роль главных факторов, которые организуют растительность;
единообразие – целесообразно следовать одной синтаксономической иерархии;
оптимальность – масштаб выделения синтаксонов должен быть удобным для практического использования.

Следуя прагматическому подходу, удалось за сравнительно короткое время достичь значительных успехов в построении синтаксономии России и некоторых стран ближнего зарубежья.

10.3.2. Развитие методов

Дедуктивный метод классификации К.Копецки и С.Гейни

Опирающийся в своей логике на опыт таксономии, подход Браун-Бланке первоначально основывался на характерных видах и однозначной дихотомии (есть характерные виды синтаксона – сообщество относится к нему, нет этих видов – не относится). При последовательном выполнении этого правила классифицируется ограниченная часть сообществ, а все остальные, представляющие «серые зоны» (Micina, 1997), интерпретируются как переходы между ними. Такой подход был более или менее оправдан при классификации богатой видами естественной растительности, но оказался совершенно неприменимым для серийных синантропных сообществ (классы Chenopodietea, Artemisietea и др.).

Чешские ботаники К.Копецки и С.Гейни (Kopecky, Nejny, 1974) предложили оригинальный метод классификации, который полностью снял проблему «кризиса характерных видов» для синантропных сообществ с достаточно неопределенным видовым составом и высоким участием эвритопных видов и позволил классифицировать сообщества «серых зон». Наряду с ассоциациями этим методом выделяются сообщества, которые подчиняются непосредственно классу (или даже отделу), порядку или союзу на основе представленности диагностических видов высших единиц. Различают *базальные сообщества* (Б.с.), которые сформированы «своим» доминантом, и *дериватные сообщества* (Д.с.), доминант которых – выходец из «чужого» синтаксона – может быть заносным.

У каждой высшей единицы может быть несколько базальных и дериватных сообществ. Кроме них, могут выделяться сообщества, представляющие переход между двумя высшими рангами. Например:

Б.с. Echinops sphaerocephalus – [Onopordetalia] Mucina 1981 – «рудеральные луга»;

Д.с. Iva xanthifolia – [Artemisietea/Chenopodietea] Sudnik-Wojcikowska 1987 – сообщества американского заносного вида, представляющие переход между двумя классами рудеральной растительности;

Б.с. Lactuca viminea-Artemisia campestris – [Dauco-Melilotion] Mucina 1981 – базальное сообщество союза;

Б.с. Sinapis arvensis – [Secalietea/Chenopodietea] Kopecky 1980 – базальное сообщество, представляющее переход между классами;

Б.с. Agropyrum repens – [Convolvulo-Chenopodietea] Kopecky 1986 – базальное сообщество отдела (единицы ранга выше, чем класс, изредка используемый в синтаксономии).

Формализация (автоматизация) процесса классификации

Метод Браун-Бланке основан на процедуре обработки фито-социологических таблиц, которая описана в приложении, и формализован лишь частично. Он достаточно труден и осваивается путем передачи «из рук в руки».

Метод таблиц очень трудоемок (даже в «дисплейном варианте», когда описания вводятся в компьютер и перегруппировка строк и столбцов таблицы ведется не их перекомпоновкой вручную, а соответствующей программой).

В последние десятилетия появилось значительное число различных компьютерных программ, где описания группируются по сходству флористического состава. Чаще всего используется программа TWINSPAN с последующим ручным доупорядочиванием по программе MEGATAB. Как итог, строятся ветвистые дендриты, которые при синтаксономическом анализе преобразуются в иерархическую классификацию.

Такая процедура классификации требует несравненно меньше времени, чем обычная табличная обработка, и формализована. А.Муцина (Mucina, 1997), анализируя тенденции развития классификации, подчеркивал, что процесс вытеснения «классических» методов формализованной компьютерной процедурой автоматической классификации будет усиливаться. Это объясняется не тем, что автоматические компьютерные классификации лучше, чем полученные классическим методом, а тем, что

они несравненно менее трудоемки. Они соответствуют духу времени и задачам обработки огромных массивов описаний, которые накапливаются в базах данных и позволяют составлять обзоры растительности таких больших регионов, как Европа.

Тем не менее полного вытеснения классического метода формализованными процедурами все-таки не произойдет. Дело в том, что при автоматической классификации диагностическая роль всех видов уравнивается. Индикаторы специфических экологических условий или виды с узкими ареалами, которые легко отфильтровывались при классическом методе и использовались при синтаксономическом анализе, «тонут» в аморфности флористического состава. По этой причине автоматические классификации нередко очень грубы. Именно «диалог» исследователя и таблицы (на бумаге или на дисплее) позволяет выявить диагностические виды и дать им большее число «голосов».

Это парадокс, но синтаксономический ранг фитоценонов по сей день определяется не конфигурацией дендрита, а сравнением компьютерного результата с классификациями, при создании которых учитывается множество факторов, «стоящих за классификацией». Именно поэтому Г.Вальтер (1982) писал, что «компьютер не может мыслить геоботанически».

Наконец, табличный метод просто необходим при подготовке специалиста, так как он помогает развить интуицию. Студент или аспирант, который начал осваивать эколого-флористическую классификацию с компьютерной обработки, никогда не станет натуралистом, так как будет отравлен «компьютерным опиумом» в понимании Р.Маргалефа (1992).

10.4. Список и краткая характеристика высших единиц (классов и порядков) растительности России

10.4.1. Водная и прибрежно-водная растительность

LEMNETEA R.Тх. 1955 – сообщества свободно плавающих на поверхности и в толще воды неукореняющихся растений (плейстофитов). Д.в. – *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Salvinia natans*, *Spirodela polyrbiza*.

Lemnetalia R.Тх. 1955 – сообщества мелких плейстофитов. Д.в. – *Lemna minor*, *L. trisulca*, *L. gibba*, *Spirodela polyrbiza*, *Riccia fluitans*.

Hydrocharitetalia Rubel 1933 – сообщества более крупных плейстофитов. Д.в. – *Ceratophyllum demersum*, *Hydrocharis morsusranae*, *Stratiotes aloides*.

Lemno-Utricularietalia Passarge 1978 – плавающие в толще воды сообщества пузырчаток. Д.в. – *Utricularia vulgaris*, *U. minor*.

CHARETEA FRAGILIS Fukarek ex Krausch 1964 – сообщества харовых водорослей. Д.в. – *Chara aculeolata*, *Ch. deliculata*, *Ch. fragilis*, *Ch. tomentosa*, *Nitella byalina*, *N. gracleless*, *Nitellopsis obtusa*.

Charetalia hispidae Sauer ex Krausch 1964 – сообщества богатых кальцием вод с доминированием харовых водорослей. Д.в. – *Chara tomentosa*, *Ch. contraria*, *Ch. rudis*, *Ch. crinita*, *Ch. intermedia*, *Ch. ceratophylla*.

Nitelletalia flexilis Krause 1969 – сообщества более бедных кислых вод с доминированием водорослей родов *Nitella* и *Chara*. Д.в. – *Nitella flexilis*, *N. byalina*, *N. gracilis*.

POTAMETEA Klika in Klika et Novak 1941 – сообщества прикрепленных к дну растений с плавающими на поверхности или погруженными в толщу воды листьями (гидатофитов). Д.в. – *Elodea canadensis*, *Myriophyllum spicatum*, *M. verticillatum*, *Potamogeton compressus*, *P. lucens*, *P. perfoliatus*.

Potametalia Koch 1926 – сообщества укореняющихся водных растений с погруженными или плавающими на поверхности воды листьями. Д.в. *порядка* = Д.в. *класса*.

Callitricho-Batrachietalia Passarge 1978 – сообщества мелких водоемов с доминированием видов родов *Batrachium* и *Callitriche*. Д. в. – *Batrachium circinatum*, *B. trichophyllum*, *Callitriche copbocarpa*, *C. bertaphroditica*.

UTRICULARIETEA INTERMEDIO-MINORIS Pietsch 1965 – пузырчатково-моховые сообщества дистрофных вод обычно в мочажинах и озерах на верховых и переходных болотах. Д. в. – *Utricularia intermedia*, *U. minor*, *Scorpidium scorpidioides*, *Sphagnum emersum*, *S. minimum*, *Pseudocalliergon trifarium*.

Utricularietalia intermedio-minoris Pietsch 1965. Д.в. *порядка* = Д.в. *класса*.

PHRAGMITI-MAGNOCARICETEA Klika in Klika et Novak 1941 – водные и околотовные сообщества прикрепленных к дну и возвышающихся над водой растений (гелофитов). Д. в. – *Alisma plantago-aquatica*, *Cladium mariscus*, *Equisetum fluviatile*, *Galium palustre*, *Lycopus europaeus*, *Lytbrum salicaria*, *Phragmites australis*, *Polygonum amphibium*, *Rorippa amphibia*, *Rumex hydrolapathum*, *Scutellaria galericulata*, *Sium latifolium*, *Stachys palustris*.

Phragmitetalia Koch 1926 – сообщества достаточно глубоководных водоемов со стоячей или медленно текущей водой. Д. в. – *Butomus umbellatus*, *Equisetum fluviatile*, *Glyceria maxima*, *Scirpus lacustris*, *Sphagnum erectum*, *Typha angustifolia*, *T. latifolia*.

Magnocaricetalia Pignatti 1953 – крупносоковые сообщества на торфянистых почвах на болотах, по берегам рек и озер. Д.в. – *Carex acuta*, *C. acutiformis*, *C. riparia*, *C. rostrata*, *C. vesicaria*, *Galium palustre*, *Mentha arvensis*, *Phalaroides arundinacea*, *Poa palustris*, *Scutellaria galericulata*.

Nasturtio-Glycerietalia Pignatti 1953 – сообщества с доминированием мелких злаков рода *Glyceria* по берегам ручьев. Д. в. – *Glyceria fluitans*, *G. plicata*, *Veronica anagallis-aquatica*, *V. beccabunga*.

Oenanthetalia aquaticae Hejny in Kopecky et Hejny 1965 – прибрежные сообщества стоячих водоемов с илистым дном. Д. в. – *Alisma plantago-aquatica*, *Butomus umbellatus*, *Eleocharis palustris*, *Hippuris vulgaris*, *Oenanthe aquatica*, *Sagittaria sagittifolia*, *Sparganium emersum*.

Bolboschoenetalia maritimi Hejny in Holub et al. 1967 – сообщества водоемов с солончатой водой, а также засоленных периодически переувлажняемых почв. Д. в. – *Bolboschoenus maritimus*, *Scirpus tabernaemontani*.

LITTORELLETEA R.Тх. 1947 – произрастающие под водой сообщества мелководий пресноводных озер на песчаных, галечниковых или торфянистых субстратах. Д. в. – *Callitriche palustris*, *Elatine hydrophiper*, *E. triandra*, *Eleocharis acicularis*, *Juncus bulbosus*, *Littorella uniflora*, *Pilularia globulifera*, *Ranunculus flammula*.

Littorelletalia Koch ex R.Тх 1937. Д. в. **порядка** = Д. в. **класса**.

ISOETO-NANOJUNCETEAE Br.-Bl. et R.Тх. ex Westhoff et al. 1946 – сообщества эфемерных растений на песчано-илистых отмелях и пересыхающих участках дна пресноводных водоемов. Д. в. – *Limosella aquatica*, *Cyperus fuscus*, *Juncus bufonius*, *J. nastanibus*, *Gnaphalium uliginosum*, *Alisma lanceolatum*, *Peplis portula*, *Pulicaria vulgaris*, *Psammophylliella muralis*, *Plantago major ssp. intermedia*, *Potentilla supina*, *Riccia cavernosa*.

Nanocyperetalia Klika 1935. Д. в. **порядка** = Д. в. **класса**.

EQUISETETEAE ARVENSIS Mirkin et Naumova in Kononov et al. 1989 монодоминантные сообщества хвоща на прибрежных отложениях песка в поймах рек Сибири и Дальнего Востока. Д. в. – *Equisetum arvense* (dom.).

Equisetetalia arvensis Mirkin et Naumova in Kononov et al. 1989. Д. в. **порядка** = Д. в. **класса**.

10.4.2. Синантропная растительность

BIDENTETEAE TRIPARTITAE R.Тх., Lohm. et Prsg. in R.Тх. 1950 – синантропные сообщества с преобладанием однолетних видов нарушаемых переувлажненных местообитаний. Д. в. – *Bidens cernua*, *B. tripartita*, *Chenopodium polyspermum*, *Echinochloa crusgalli*, *Polygonum lapathifolium*, *P. mite*, *Ranunculus sceleratus*, *Rorippa palustris*.

Bidentetalia tripartitae Br.-Bl. et R.Тх. ex Klika et Hadac 1944. Д. в. **порядка** = Д. в. **класса**.

ORYZETEAE SATIVAE Miyawaki 1960 – сорная растительность рисовых полей. Д. в. – *Oryza sativa*, *Echinochloa crusgalli*, *E. oryzoides*, *Alisma plantago-aquatica*, *Cyperus difformis*.

Cypero-Echinochloetalia Bolos et Mesclans 1955. Д. в. **порядка** = Д. в. **класса**.

SECALIETEAE Br.-Bl. 1951 – сеgetальные (сорнополевые) сообщества зерновых культур. Д. в. – *Convolvulus arvensis*, *Centaurea cyanus*, *Fallopia convolvulus*, *Stellaria media*, *Avena sativa*, *Silene noctiflora*, *Galeopsis ladanum*, *Neslia paniculata*, *Buglossoides arvensis*, *Vicia sativa*, *Sonchus arvensis*, *Chenopodium album*, *Polygonum lapathifolium*, *Cirsium setosum*, *Tblaspi arvense*, *Amaranthus retroflexus*, *Setaria viridis*, *Capsella bursa-pastoris*.

Aperetalia spicae-venti J.Тх. et R.Тх. in Malato-Beliz et al. 1960 – сеgetальные сообщества зерновых культур на относительно бедных подзолистых, светло-серых лесных почвах и на черноземах оподзоленных, более типичны для северных регионов Европы. Д. в. – *Apera spica-venti*, *Scleranthus annuus*, *Vicia angustifolia*, *Vicia hirsuta*, *Viola arvensis*, *Myosotis arvensis*.

Secalietalia Br.-Bl. 1931 em. J.Тх. et R.Тх. in Malato-Beliz et al. 1960 – епросибирские сеgetальные сообщества теплых областей с богатыми и кальцинированными почвами, связаны с черноземной зоной. Д. в. – *Avena sativa*, *Buglossoides arvensis*, *Capsella bursa-pastoris*, *Cirsium setosum*, *Convolvulus arvensis*, *Chenopodium album*, *Fallopia convolvulus*, *Neslia paniculata*, *Polygonum lapathifolium*, *Silene noctiflora*, *Sonchus arvensis*, *Tblaspi arvense*, *Viola arvensis*.

Lolio-Linetalia J.Тх. et R.Тх. 1966 – сообщества посевов льна. Д. в. – *Linum usitatissimum*, *Lolium remotum*, *Cuscuta epilinum*, *Camelina alyssum*.

CHENOPODIETEAE Br.-Bl. 1952 em. Lohm., J. et R.Тх. 1961 ex Matusz. 1962 – сообщества однолетников, представляющие начальные стадии восстановительных сукцессий после нарушений и сорнополевые сообщества пропашных культур. Д. в. – *Chenopodium album*, *Cirsium setosum*, *Descurainia sophia*, *Fallopia convolvulus*, *Malva pusilla*, *Matricaria perforata*, *Polygonum lapathifolium*, *Silene noctiflora*, *Sisymbrium loeselii*, *Sonchus arvensis*, *Solanum nigrum*.

Sisymbrietalia J. Тх. ex Matusz. 1962 em. Gors 1966 – рудеральные сообщества богатых гумусом субстратов пустырей, залежей, промышленных отвалов, навозных куч и т.п. Д. в. – *Atriplex nitens*, *A. patula*, *A. tatarica*, *Axyris amarantoides*, *Consolida regalis*, *Crepis tectorum*, *Descurainia sophia*, *Erigeron canadensis*, *Erysimum cheiranthoides*, *Lactuca serriola*, *L. tatarica*, *Lappula squarrosa*, *Matricaria perforata*, *Sisymbrium loeselii*, *S. officinale*.

Eragrostietalia J.Тх. ex Poli 1966 – термофильные рудеральные сообщества на сухих песчаных субстратах. Д. в. – *Amaranthus albus*, *A. blitoides*, *Eragrostis minor*, *Portulaca oleracea*.

Polygono-Chenopodietalia (R.Тх. et Lohm. in R.Тх. 1950) J.Тх. in Lohm. et al. 1962 – рудеральные сообщества пропашных культур, залежей и навозных куч. Д. в. – *Amaranthus retroflexus*, *Echinochloa crusgalli*, *Fallopia convolvulus*, *Galeopsis bifida*, *G. speciosa*, *Polygonum lapathifolium*, *Setaria viridis*, *Tblaspi arvense*, *Viola arvensis*.

ARTEMISIETEA VULGARIS Lohm., Prsg. et Tx. in Tx. 1950 – рудеральные сообщества высокорослых двулетних и многолетних видов. Д. в. – *Artemisia absinthium*, *A. vulgaris*, *Arctium tomentosum*, *Carduus acanthoides*, *Leonurus quinquelobatus*, *Pastinaca sylvestris*, *Urtica dioica*, *Cicorium intybus*.

Artemisietalia vulgaris Lohm. in Tx. 1947 – сообщества высокорослых мезофитов. Д. в. – *Arctium tomentosum*, *A. lappa*, *A. minus*, *Artemisia vulgaris*, *Carduus crispus*, *Conium maculatum*, *Lamium album*, *Leonurus quinquelobatus*, *Geum urbanum*, *Urtica dioica*.

Onopordetalia acanthii Br.-Bl. et Tx. 1943 em. Gors 1966 – сообщества ксерофитов и мезоксерофитов. Д. в. – *Achillea nobilis*, *Artemisia absinthium*, *Berteroa incana*, *Cirsium vulgare*, *Carduus acanthoides*, *C. nutans*, *Cynoglossum officinale*, *Echium vulgare*, *Nonea pulla*, *Oнопордон асантиум*, *Verbascum lychnitis*, *Lappula squarrosa*.

GALIO-URTICETEA Passarge 1967 – естественные и антропогенные нитрофильные сообщества затененных мест и опушек в лесопарках, скверах, в поймах рек и ручьев. Д. в. – *Anthriscus sylvestris*, *Artemisia vulgaris*, *Carduus crispus*, *Chaerophyllum prescottii*, *Chelidonium majus*, *Cuscuta europaea*, *Galium aparine*, *Geum urbanum*, *Glechoma hederacea*, *Humulus lupulus*, *Impatiens noli-tangere*, *Lamium album*, *L. maculatum*, *Rubus caesius*, *Rumex obtusifolius*, *Stellaria nemorum*, *Urtica dioica*.

Lamio albi-Chenopodietales boni-henrici Kopecky 1969 – рудеральные и полустественные сообщества высокорослых мезофильных и нитрофильных многолетних. Д. в. – *Aegopodium podagraria*, *Chelidonium majus*, *Geranium sibiricum*, *Geum urbanum*, *Glechoma hederacea*, *Lamium album*, *L. maculatum*, *Lapsana communis*, *Scrophularia nodosa*, *Sambucus ebulus*, *S. sibirica*.

Convolvuletalia sepium R.Tx. 1950 – естественные сообщества многолетних высокорослых трав и лиан по берегам рек и ручьев. Д. в. – *Calystegia sepium*, *Carduus crispus*, *Cucubalus baccifer*, *Cuscuta europaea*, *Galium rivale*, *Humulus lupulus*, *Phalaroides arundinacea*, *Senecio fluviatilis*, *Solanum dulcamara*, *Urtica dioica*, *Myosoton aquaticum*, *Saponaria officinalis*, *Mentha longifolia*, *Filipendula ulmaria*, *Angelica sylvestris*.

AGROPYRETEA REPENTIS Oberd., Th. Muller et Gors in Oberd. et al. 1967 – рудеральные сообщества с преобладанием многолетних злаков, представляющие предшествующую лугам стадию восстановительных сукцессий. Д. в. – *Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens*, *Calamagrostis epigeios*, *Convolvulus arvensis*, *Falcaria vulgaris* + Д. в. классов *Festuco-Brometea* и *Molinio-Arrhenatheretea*.

Agropyretalia repentis Oberd., Th. Muller et Gors in Oberd. et al. 1967. Д. в. порядка = Д. в. класса.

PLANTAGINETEA MAJORIS R.Tx. et Prsg. in R.Tx. 1950 – сообщества низкорослых, устойчивых к вытаптыванию и выпасу мезофитов и гигрофитов во дворах, вдоль дорог, на спортивных площадках. Д. в. – *Capsella bursa-pastoris*, *Chamomilla suaveolens*, *Inula britannica*, *Poa*

annua, *Plantago major*, *Polygonum aviculare*, *Potentilla anserina*, *Trifolium repens*, *Taraxacum officinale*.

Plantaginetalia majoris R.Tx. et Prsg. in R.Tx. 1950 – сообщества устойчивых к выпасу мезофитов. Д. в. – *Capsella bursa-pastoris*, *Chamomilla suaveolens*, *Lepidium ruderales*, *Plantago major*, *Polygonum aviculare*.

Agrostietalia stoloniferae Oberd. in Oberd. et al. 1967 – сообщества устойчивых к выпасу гигрофитов. Д. в. – *Agrostis stolonifera*, *Chenopodium glaucum*, *Elytrigia repens*, *Juncus compressus*, *Odonites vulgaris*, *Potentilla anserina*, *Puccinellia distans*, *Ranunculus repens*, *Rorippa sylvestris*, *Rumex crispus*, *R. maritimus*.

POLYGONO-ARTEMISIETEA AUSTRIACA Mirkin, Sakhapov et Solomeshch in Mirkin et al. 1986 – устойчивые к вытаптыванию и выпасу сообщества низкорослых ксерофильных растений степной зоны Восточной Европы. Д. в. – *Agropyron cristatum*, *Alyssum turkestanicum*, *Artemisia austriaca*, *Atriplex talarica*, *Bassia sedoides*, *Ceratocarpus arenarius*, *Eremopyrum triticeum*, *Festuca valesiaca*, *Lepidium ruderales*, *Polygonum aviculare*.

Polygono-Artemisietalia austriaca Sakhapov et Solomeshch in Mirkin et al. 1986. Д. в. порядка = Д. в. класса.

CARICETEA DURIUSCULAE Mirkin in Kashapov et al. 1987 – флористически обедненные от перевыпаса степные пастбища Восточной Сибири и Монголии, производные от степей класса *Cleistogenetea squarrosa*. Д. в. – *Carex duriuscula* (dom.), *Potentilla bifurca*.

Caricetalia duriusculae Mirkin in Kashapov et al. 1987. Д. в. – порядка = Д. в. класса.

ARTEMISIETEA JACUTICAE Gogoleva et al., 1987 – рудеральные сообщества Восточной Сибири с преобладанием многолетних растений на незасоленных и слабозасоленных почвах (викариант класса *Artemisietea vulgaris*). Д. в. – *Artemisia jacutica* (dom.), *Elytrigia repens*, *Lepidium densiflorum*, *Taraxacum ceratophorum*, *Chenopodium album*, *Saussurea amara*, *Corispermum sibiricum*.

Artemisietalia jacuticae Gogoleva et al. 1987 – рудеральные сообщества относительно более сухих и менее засоленных местообитаний с участием степных видов в условиях умеренного и сильного вытаптывания или выпаса. Д. в. порядка = Д. в. класса.

PUCCINELLIO-HORDEETEA JUBATI Mirkin in Gogoleva et al. 1987 – рудеральные сообщества с преобладанием злаков на солонцеватых почвах Восточной Сибири. Д. в. – *Hordeum jubatum*, *Puccinellia baupiana*, *Polygonum aviculare*, *Potentilla norvegica*, *Potentilla anserina*.

Puccinellio-Hordeetalia jubati Gogoleva et al. 1987. Д. в. порядка = Д. в. класса.

EPILOBIETEA ANGUSTIFOLII R.Tx. et Prsg. in R.Tx. 1950 – сообщества вырубков и гарей. Д. в. – *Arctium nemorosum*, *Calamagrostis epigeios*, *Chamerion angustifolium*, *Fragaria vesca*, *Omalotheca sylvatica*, *Hypericum birsutum*, *Rubus idaeus*, *Sambucus nigra*, *S. racemosa*.

Atropetalia Vlieger 1937 – высокотравная растительность первых стадий восстановления на вырубках и гарях на богатых почвах на месте лесов класса Quercus-Fagetea. Д.в. – *Atropa bella-donna*, *Bromus benekenii*, *B. ramosus*, *Cirsium oleraceum*, *C. vulgare*, *Epilobium tetragonum*, *Eupatorium cammabinum*, *Hypericum hirsutum*, *Verbascum lychnitis*, *V. thapsus*.

ROBINIETEA Jurko ex Hadac et Sofron 1980 – городская спонтанная древесная растительность и сообщества искусственных древесных насаждений. Д.в. – *Chelidonium majus*, *Lapsana communis*, *Poa nemoralis*, *Robinia pseudoacacia*, *Urtica dioica*, *Impatiens parviflora*.

Chelidonio-Robinetalia Jurko ex Hadac et Sofron 1980 – европейская городская спонтанная древесная растительность с доминированием *Robinia pseudoacacia*. Д.в. порядка = Д.в. класса.

CLASSP

Phippsio-Cochleariopsietalia Hadac 1989 – эрозиофильная и антропогенная растительность Арктики и северной Субарктики. Д. в. – *Phippsia algida*, *Cochleariopsis groenlandica*.

Matricario-Poetalia alpigenae Ishbirdin 1991 ord. prov. (incl. Chamerio-Betuletalia nanae Khusainov et al. 1989 ord. prov.) – антропогенная и эрозиофильная растительность южной Субарктики и севера бореальной зоны Сибири. Д.в. – *Matricaria bookeri*, *Chamerion angustifolium*, *Calamagrostis lapponica*, *C. purpurea*, *Equisetum arvense*, *E. pratense*, *Festuca ovina*, *Deschampsia cespitosa*, *Poa alpigena*.

10.4.3. Растительность морских побережий

SAKILETEA MARITIMAE R.Тх. et Prsg. 1950 – пионерная нитрофильная растительность песчаных и галечниковых морских побережий, формирующаяся у верхней границы приливов. Д.в. – *Cakile maritima*, *Polygonum maritimum*, *Atriplex calotbeca*, *Atriplex bastatum* var. *salina*, *Salsola kali*, *Senecio vulgaris* ssp. *littoralis*, *Tripleurospermum inodorum* var. *salina*, *T. maritimum*.

Cakiletalia maritimae R.Тх. et Oberd. 1946 – сообщества морских побережий Северо-Западной Европы. Д.в. порядка = Д.в. класса.

Euphorbietalia reptans R.Тх. 1950 – сообщества побережий Средиземного и Черного морей. Д.в. – *Euphorbia peplis*, *Xanthium italicum*.

AMMOPHILETEA Br.-Bl. et R.Тх. 1943 – растительность песчаных дюн морских побережий. Д. в. – *Ammophila arenaria*, *Leymus arenarius*.

Ammophiletalia Br.-Bl. (1931)1933 – растительность дюн от молодых до фиксированных с доминированием видов рода *Ammophila*. Д.в. порядка = Д.в. класса.

ZOSTERETEА MARINAE Pignatti 1953 – растительность морских мелководий, находящихся над водой не более 2–3 ч в сутки. Д. в. – *Zostera marina*, *Z. noltii*.

Zosteretalia Beguinot 1941. Д.в. порядка = Д.в. класса.

RUPPIETEA J.Тх. 1960 – растительность солоноватых вод морских побережий со слабо выраженными колебаниями уровня воды во время приливов и отливов. Д.в. – *Ruppia maritima*, *R. cirrhosa*, *Zannicbellia palustris*.

Ruppietalia J.Тх. 1960. Д.в. порядка – Д.в. класса.

SAGINETEA MARITIMI Westh. et al. in Тх. et Westh. 1963 – сообщества терофитов на песчаных, илистых и каменистых засоленных влажных, но пересыхающих местообитаниях в зоне морских брызг. Д.в. – *Sagina maritima*, *Cochlearia danica*, *Plantago coronopus*, *Amblystegium serpens* var. *salinum*, *Pottia heimi*.

Saginetalia maritimae Westh. et al. in Тх. et Westh. 1963. Д.в. порядка = Д.в. класса.

JUNCETEA MARITIMI Br.-Bl. (1931)1952 – луга морских побережий Южной Европы от слабо- до средnezасоленных почв. Д.в. – *Juncus maritimus*, *Carex extensa*.

Juncetalia maritimi Br.-Bl. 1931. Д.в. порядка = Д.в. класса.

CRITHMO-LIMONIETEA Br.-Bl. 1947 – растительность скал, подверженных влиянию морских брызг, на Средиземноморском и Атлантическом побережьях Южной Европы. Д.в. – *Critbium maritimum*, *Limonium* sp.

Crithmo-Limonietalia Molinier 1934. Д. в. – *Elytrigia bessarabicum*, *Kochia prostrata*, *Holosteum umbellatum*, *Limonium mejeri*, *Puccinellia distans*.

10.4.4. Растительность засоленных почв

THERO-SALICORNIETEA R.Тх. in R.Тх. et Oberd. 1958 – сообщества однолетних суккулентных галофитов на переувлажненных местообитаниях. Д.в. – *Salicornia europaea* s.l. (incl. *S. prostrata*), *Suaeda salsa*.

Thero-Salicornietalia R.Тх. in R.Тх. et Oberd. 1958 – сообщества однолетних галофитов рода *Salicornia*. Д.в. порядка = Д.в. класса.

Thero-Suaedetalia Br.-Bl. et de Bolos 1957 – сообщества однолетних облигатных нитрофильных галофитных суккулентов. Д. в. – *Suaeda confusa*, *S. prostrata*.

SALICORNIETEA FRUTICOSAE (Br.-Bl. et Тх. 1943) Тх. et Oberd. 1985 em. Golub et V.Solomakha 1988 – сообщества суккулентных многолетних облигатных галофитов. Д.в. – *Halocnemum strobilaceum*.

Halostachyetalia Тора 1939 – сообщества облигатных гипергалофитов. Д.в. – *Halocnemum strobilaceum*, *Frankenia hirsuta*, *Petrosimonia oppositifolia*, *P. brachiata*, *Limonium caspicum*.

CRYPSETEA ACULEATAE Vicherek, 1973 – сообщества с преобладанием однолетников на местообитаниях с очень изменчивым режимом увлажнения и засоления верхнего слоя почвы. Д.в. – *Crypsis aculeata*, *C. schoenoides*, *Spergularia marina*, *Ctenopodium glaucum*.

Cripsietalia aculeatae Vicherek 1973 – приручевые сообщества на илистом грунте. Д.в. порядка = Д.в. класса.

Lepidietalia latifolii V.Golub et V.Solomakha in V.Golub 1995 – луговые солончаки в пустынной зоне, заливаемые пресной водой весной и в начале лета. Д.в. – *Lepidium latifolium*, *Atriplex prostrata*, *Polygonum pulcbellum*, *Bolboschoenus maritimus*.

ASTERETEALIA TRIPOLIUM Westhoff et Beefink in Beefink 1962 – сообщества многолетних луговых растений несуккулентного облика на засоленных почвах в различных условиях увлажнения (от сырых до опустыненных). Д.в. – *Juncus gerardii*, *Triglochin maritimum*, *Plantago maritima* s.l. (incl. *P. salsa*), *Agrostis stolonifera*.

Cirsietalia esculenti Mirk. et V.Golub in V.Golub 1994 – настоящие и остепненные луга кратко- и среднепоясных местообитаний на средне-засоленных почвах в степной зоне Восточной Европы. Д.в. – *Cirsium esculentum*, *Taraxacum officinale*, *Potentilla anserina*, *Elytrigia repens*.

Scorzonero-Juncetalia gerardii Vicherek 1973 – влажные луга на засоленных почвах в долинах рек с краткопоясным режимом. Д.в. – *Tripolium pannonicum* s.l. (incl. *T. vulgare*), *Plantago cornuti*, *Scorzonera parviflora*.

Artemisio santonicae-Limonietalia gmelinii V.Golub et V.Solomakha 1988 – мезоксеротермные сообщества засоленных краткопоясных местообитаний в южной части европейской территории России. Д. в. – *Limonium gmelinii* s.l., *Artemisia santonica*.

Hordeetalia brevisubulati Kononov in Kononov et al. 1986 – солончаковатые луга Восточной Сибири. Д.в. – *Hordeum brevisubulatum*, *Puccinellia tenuiflora*, *Halerpestes salsuginosa*, *Agrostis divaricatissima*, *Elytrigia repens*, *Poa pratensis*, *Sanguisorba officinalis*, *Taraxacum ceras-tophorum*, *Thalictrum simplex*, *Vicia cracca*.

Glauco-Puccinellietalia Beefink et Westhoff in Beefink 1962 – сообщества многолетних травянистых растений морских побережий северной и северо-западной Европы. Д. в. – *Juncus gerardii*, *Triglochin maritimum*, *Agrostis stolonifera*, *Plantago maritima*, *Glaux maritima*.

GLYCYRRHIZETEA GLABRAE V.Golub et Mirk. in V.Golub 1995 – лугово-степные сообщества умеренно засоленных почв, затопляемых или подтапливаемых на короткий период во время весенне-летних паводков, в степной и пустынной зонах Прикаспийской низменности. Д.в. – *Glycyrrhiza glabra*, *Acroptilon repens*, *Dodartia orientalis*, *Calamagrostis epigeios*, *Medicago caerulea*, *Eryngium planum*, *Carex stenophylla*, *Bassia hyssoptifolia*.

Glycyrrhizetalia glabrae V.Golub et Mirk. in V.Golub 1995. Д.в. порядка = Д.в. класса.

FESTUCO-LIMONIETEA Катров et Mirkin 1985 – степные сообщества на солончаках в степной зоне Восточной Европы и Западной Сибири. Д. в. – *Puccinellia tenuissima*, *Artemisia lerchiana*, *Leymus ramosus*, *Festuca valesiaca* s.l. (incl. *F. pseudovina*, *F. pseudodolmatica*), *Artemisia austriaca*, *Limonium gmelinii*.

Festuco-Limonietalia Mirkin in V.Golub et V.Solomakha 1988. Д.в. порядка = Д.в. класса.

Psathyrostachyo-Limonietalia Saitov in Mirkin et al. 1991 – степные сообщества на солончаках в долине Среднего Иртыша. Д.в. – *Artemisia schrenkiana*, *Leymus angustus*, *Psathyrostachys juncea*, *Saussurea salsa*, *Taraxacum bessarabicum*.

FESTUCO-PUCCINELLIETEA Соб 1968 – мезоксерофитные луга Южной Европы на засоленных почвах (перекрывается с классом *Asteretealia tripolium*). Д.в. – *Artemisia santonica*, *Hordeum geniculatum*, *Taraxacum bessarabicum*.

Artemisio-Festucetalia pseudovinae Соб 1968 – степные сообщества на засоленных почвах Понтико-Иллирийского ареала. Д.в. – *Limonium meyeri*, *Ranunculus pedatus*, *Trifolium retusum*.

10.4.5. Гликофитные луга и степи

MOLINIO-ARRHENATHERETEA R.Тх. 1937 em. R.Тх. 1970 – вторичные послелесные луга умеренной зоны Евразии, формирующиеся на месте широколиственных лесов на достаточно богатых незасоленных почвах. Д.в. – *Achillea millefolium*, *Agrostis gigantea*, *Alopecurus pratensis*, *Bromopsis inermis*, *Centaurea jacea*, *Cerastium bolosteooides*, *Dactylis glomerata*, *Elytrigia repens*, *Festuca pratensis*, *Festuca rubra*, *Geranium pratense*, *Inula britannica*, *Lathyrus pratensis*, *Lotus corniculatus*, *Leucanthemum vulgare*, *Pbleum pratense*, *Pimpinella saxifraga*, *Plantago lanceolata*, *P. major*, *P. media*, *Poa pratensis*, *P. trivialis*, *Prunella vulgaris*, *Ranunculus acris*, *Rumex acetosa*, *Stellaria graminea*, *Taraxacum officinale*, *Trifolium pratense*, *T. repens*, *Vicia cracca*.

Molinietalia W.Koch 1926 – влажные луга на минеральных почвах. Д. в. – *Achillea cartilaginea*, *A. ptarmica*, *Allium angulosum*, *Carex vulpina*, *Cnidium dubium*, *Coronaria flos-cuculi*, *Filipendula ulmaria*, *Galium palustre*, *G. uliginosum*, *Gratiola officinalis*, *Juncus effusus*, *Lathyrus palustris*, *Lysimachia nummularia*, *L. vulgaris*, *Mentha arvensis*, *Poa palustris*, *Potentilla anserina*, *Ranunculus auricomus*, *R. repens*, *Rorippa brachycarpa*, *Sanguisorba officinalis*, *Silaum silaus*, *Sonchus palustris*, *Stellaria palustris*, *Thalictrum flavum*, *Valeriana officinalis*, *Veronica longifolia*.

Arrhenatheretalia R.Тх. 1931 – мезофитные луга на хорошо дренированных минеральных почвах. Д. в. порядка = Д.в. класса.

Galietaalia veri Mirkin et Naumova 1986 – остепненные луга Восточной Европы и Сибири. Д.в. – *Asparagus officinalis*, *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Galium verum*, *Koeleria delavignei*, *Medicago falcata*, *Pblomis tuberosa*, *Poa angustifolia*, *Potentilla argentea*, *Rumex thyrsiflorus*, *Tanacetum vulgare*, *Thalictrum minus*, *Trifolium montanum*.

Parnassio palustris-Galietaalia veri Arbutova et Mirkin in Arbutova 1990 – мезофитные и криоксерофитные горные луга в условиях резко-континентального климата Забайкалья и Монголии, описанные в Со-

хондинском заповеднике на почвах с уровнем вечной мерзлоты глубже 3 м. Д. в. – *Polygonum viviparum*, *Galium verum*, *Trifolium lupinaster*, *Parnassia palustris*, *Equisetum arvense*, *Carex enervis*.

Althaetalia officinalis V.Golub et Mirkin in V.Golub 1995 – луга степной и полупустынной зон Восточной Европы на слабозасоленных и умеренно засоленных почвах речных долин, затапливаемых на продолжительное время. Д. в. – *Althaea officinalis*, *Carex melanostachya*, *Hierochloa repens*.

TRIFOLIO-GERANIETEA SANGUINEI Th.Muller 1961 – луговые сообщества лесных опушек и редколесий. Д. в. – *Agrimonia eupatoria*, *Clinopodium vulgare*, *Coronilla varia*, *Fragaria viridis*, *Hypericum perforatum*, *Inula aspera*, *I. hirta*, *Lathyrus tuberosus*, *L. sylvestris*, *Origanum vulgare*, *Silene nutans*, *Trifolium medium*, *T. montanum*, *Verbascum lychnitis*, *Vicia pisiformis*, *V. tenuifolia*.

Originetalia Th.Muller 1961. Д. в. порядка = Д. в. класса.

CALAMAGROSTETEA LANGSDORFFII Mirkin in Akhtyamov et al. 1985 – гликофитные луга Дальнего Востока. Д. в. – *Calamagrostis langsdorffii*, *Artemisia integrifolia*, *Eupatoria lindleyanum*, *Ranunculus grandis*, *Sanguisorba parviflora*, *Saussurea amurensis*, *Valeriana transjensis*, *Viola patrinii*.

Calamagrostetalia langsdorffii Akhtyamov et al. 1985 – влажные и мезофитные луга. Д. в. – *Calamagrostis langsdorffii*, *Artemisia integrifolia*, *Eupatoria lindleyanum*, *Ranunculus grandis*, *Sanguisorba parviflora*, *Saussurea amurensis*, *Valeriana transjensis*, *Viola patrinii*.

Artemisietalia mandshuricae Akhtyamov et al. 1985 – остепненные луга надпойменных террас долины Амура. Д. в. – *Artemisia mandshurica*, *A. subulata*, *Achillea acuminata*, *Dianthus amurensis*, *Equisetum sylvaticum*, *Gentiana scabra*, *Hypericum ascyron*, *Patrinia scabiosifolia*.

THALICTRETEA KEMENSIS Akhtyamov 1990 – суходольные высоко-травные луга Камчатки на светло-охристых, охристо-вулканических и дерново-перегнойных почвах, большей частью вторичные, возникающие на месте сведенных каменноберезовых лесов. Д. в. – *Thalictrum kemense*, *Saussurea pseudo-tilesii*, *Geranium erianthum*, *Galium boreale*, *Pleurospermum uralense*, *Carex falcata*, *Carex pallida*, *Bromopsis canadensis*, *Trisetum sibiricum*.

Thalictretalia kemensis Akhtyamov 1990. Д. в. порядка = Д. в. класса.

SEDO-SCLERANTHETEA Br.-Bl. 1955 – травянистые сообщества на слабо развитых песчаных почвах. Д. в. – *Acinos arvensis*, *Arenaria serpyllifolia*, *Artemisia campestris*, *Ceratodon purpureus*, *Cerastium semidecandrum*, *Clinopodium vulgare*, *Corynephorus canescens*, *Erigeron acris*, *Erodium cicutarium*, *Festuca polesica*, *Hieracium pilosella*, *Polytrichum piliferum*, *Potentilla argentea*, *Scleranthus perennis*, *Sedum acre*, *Thymus serpyllum*, *Trifolium arvense*.

Corynephorretalia canescens R.Tx. 1937 em. Krausch 1962 – пионерные луга на песках. Д. в. – *Corynephorus canescens*, *Carex arenaria*, *Spergula morisonii*, *Teesdalia nudicaulis*.

Festuco-Sedetalia Tx. 1951 em. Krausch 1962 – сухие луга на песчаных почвах морен. Д. в. – *Allium schoenoprasum*, *Artemisia campestris*, *Koeleria glauca*, *Festuca psammophila*, *Helictotrichum arenarium*, *Thymus serpyllum*, *Trifolium aureum*.

THERO-BRACHYPODIETEA Br.-Bl. 1947 – степные сообщества однолетников средиземноморского типа. Д. в. – *Medicago minima*, *Arenaria leptoclados*, *Scleropoa rigida*, *Kohlruschia prolifera*.

Thero-Brachypodietalia Br.-Bl. 1936. Д. в. – *Minuartia hybrida*, *Carlina vulgaris*, *Erophila verna*, *Trifolium campestre*, *Gaudinopsis macra*, *Pbleum nodosum*, *Echinops ritro*.

FESTUCO-BROMETEA Br.-Bl. et Tx. 1943 – европейские, сибирские и казахстанские степи. Д. в. – *Artemisia austriaca*, *Asperula cynanchica*, *Euphorbia seguierana*, *Festuca valesiaca*, *F. rupicola*, *Filipendula vulgaris*, *Medicago falcata*, *M. romanica*, *Pbleum pbleoides*, *Poa angustifolia*.

Festucetalia valesiaca Br.-Bl. et Tx. ex Br.-Bl. 1949 – континентальные ксеротермные и полуксеротермные травяные сообщества Центральной и Восточной Европы. Д. в. – *Bromopsis inermis*, *Campanula sibirica*, *Koeleria cristata*, *Phlomis tuberosa*, *Plantago urvillei*, *Scabiosa ochroleuca*, *Stipa capillata*, *Stipa pennata*, *Thymus marschallianus*.

Helictotricho-Stipetalia Toman 1969 – континентальные степи Северного Казахстана, Южного Урала и Западной Сибири. Д. в. – *Artemisia latifolia*, *Crinitaria villosa*, *Galatella angustissima*, *Helictotrichon desertorum*, *Potentilla humifusa*, *Salvia stepposa*, *Stipa zaleskii*.

CLEISTOGENETEA SQUARROSAE Mirk. et al. 1986 – Даурско-Монгольские степи (Якутия, Прибайкалье, Алтай, Тува). Д. в. – *Artemisia frigida*, *Cleistogenes squarrosa*, *Ptilotrichum canescens*, *Stipa krylovii*, *Agropyron cristatum*, *Artemisia commutata*, *Carex duriuscula*, *Koeleria cristata*, *Poa attenuata*.

Cleistogonetalia squarrosae Mirk. et al. 1986 – Даурско-Монгольские степи на хорошо развитых почвах. Д. в. порядка = Д. в. класса.

Thymetalia gobici Mirk. in Kashapov et al. 1987 – Даурско-Монгольские петрофитные степи. Д. в. – *Astragalus adsurgens*, *Heteropappus talaricus*, *Orostachys spinosa*, *Stellaria chamaejasme*, *Thymus daburicus*, *T. gobicus*, *Veronica incana*.

Stipetalia krylovii Mirk. in Gogoleva et al. 1987 – ксерофитные степи в Восточной Сибири. Д. в. – *Stipa krylovii*.

Festucetalia lenensis Mirk. in Gogoleva et al. 1987 – мезофитные степи в Восточной Сибири. Д. в. – *Festuca lenensis*, *Poa stepposa*.

Festucetalia kryloviano-tschuensis Korolyuk et Namzalov 1994 – криофитные степи на высоте более 2200 м в юго-восточном Алтае, Туве и Монголии. Д. в. – *Poa attenuata* s. str., *Potentilla sericea*, *Artemisia depauperata*, *Aster alpinus*, *Oxytropis eriocarpa*, *Astragalus multicaulis*, *Stellaria petraea*, *Pulsatilla ambigua*.

Stipetalia sibirici Arbusova et Zhitlukhina 1987 – горные степи Саян на юге Сибири. Д.в. – *Allium lineare*, *Artemisia santolinifolia*, *Aster alpinus*, *Bupleurum multinerve*, *Dianthus versicolor*, *Helictotrichon desertorum*, *Schizonepeta multifida*, *Stipa sibirica*, *Veronica incana*, *Galium verum*.

10.4.6. Пустынная растительность

ARTEMISIETEA LERCHIANAЕ V.Golub 1994 – пустынные сообщества в дельте Волги, формирующиеся в условиях промывного водного режима. Д.в. – *Alyssum turkestanicum*, *Eremopyrum triticeum*, *Lago-seris macrantha*, *Senecio noeanus*, *Trigonella arcuata*, *T. orthoceras*.

Artemisietalia lerchianaе V.Golub 1994. Д.в. порядка = Д.в. класса.

ARTEMISIETEA TSCHERNIEVIANAЕ V.Golub 1994 – пустынные сообщества Каспийской низменности на песчаных слабообразованных и неразвитых почвах. Д.в. – *Leymus racemosus*, *Artemisia tschernieviana* (incl. *A. arenaria*), *Anisantha tectorum*.

Artemisietalia tschernievianaе V.Golub 1994 – пустынные сообщества на бугристых песках в дельте Волги. Д.в. порядка = Д.в. класса.

NERIO-TAMARICETEA Br.-Bl. et Bolos 1957 – кустарниковая и древесно-кустарниковая растительность аридных и субаридных районов Южной Европы и Центральной Азии, приурочена к экотопам с близким залеганием грунтовых вод и различной степенью засоления почв. Д.в. – *Tamarix canariensis*, *T. boveana*, *T. gallica*, *T. jordanis*, *T. africana*, *T. ramosissima*, *T. bispida*, *T. laxa*, *T. karacalensis*, *Pbragmites australis*, *Arundo donax*, *Cynanchum acutum*, *C. sibiricum*, *Eriandrus ravennae*, *Imperata cylindrica*.

Tamaricetalia ramosissimaе V. Golub et Kuzmina 1996 – сообщества класса в Юго-Восточной Европе и Центральной Азии. Д.в. – *Tamarix ramosissima*, *Aeluropus litoralis* s.l. (incl. *A. pungens*), *Eleagnus angustifolia*, *E. turcomanica*, *Calamagrostis dubia*, *C. epigeios*, *Glycyrrhiza glabra*, *Albagi pseudalbagi*.

10.4.7. Арктоальпийская и наскальная растительность

ASPENIETEA TRICHOMANIS (Br.-Bl. in Meyer et Br.-Bl. 1934) Oberd. 1977 – сообщества скальных растений. Д.в. – *Asplenium septentrionale*, *A. trichomanes*, *Ceterach officinarum*, *Polypodium vulgare*, *Cystopteris sudetica*, *Poa nemoralis*, *Saxifraga paniculata*.

Potentilletalia caulescentis Br.-Bl. in Br.-Bl. et Jenny 1926 – кальцефильные сообщества скал и каменных стен. Д.в. – *Asplenium rutamararia*, *Draba aizoides*, *Poa glauca*, *Primula auriculata*.

MONTIO-CARDAMINETEA Br.-Bl. et R.Tx. ex Klika et Nadac 1944 – околотовные и водные сообщества холодных горных источников и потоков, распространены от лесного до альпийского пояса. Д.в. – *Brachybotryum rivulare*, *Cardamine amara* C. *opizii*, *C. rivularis*, *Cbryosplenium alpinum*, *Crepis paludosa*, *Philonotis fontana*, *Saxifraga stellaris*, *Scapania undulata*.

Montio-Cardaminetalia Pawlowski in Pawlowski et al. 1928. Д.в. порядка = Д.в. класса.

THLASPIETEA ROTUNDIFOLII Br.-Bl. 1948 – сообщества осыпей. Д.в. – *Arabis alpina*, *Saxifraga paniculata*, *Sedum alpestre*, *Rumex scutatus*.

Epilobietalia fleischeri Moog 1958 – сообщества щebinных и гравийных с аллювиальными наносами берегов горных рек и потоков. Д.в. – *Calamagrostis pseudophragmites*, *Erigeron angulosus*, *Erucastrum nasturtiiifolium*, *Myricaria germanica*, *Tussilago farfara*.

Galio-Parietarietalia officinalis Boscaiu et al. 1966 – растительность известняковых осыпей в альпийском и субальпийском поясах. Д.в. – *Rumex scutatus*.

CARICI RUPESTRIS-KOBRESIETEA BELLARDII Ohba 1974 – циркумполярные горные и арктические луга и пустоши на малоснежных местообитаниях. Д.в. – *Androsace dasyphylla*, *Bistorta vivipara*, *Carex capillaris*, *C. rupestris*, *Comastoma tenellum*, *Dryas octopetala*, *Erigeron uniflorus*, *Kobresia myosuroides*, *Lloydia serotina*, *Lomatogonium carinthiacum*, *Oxytropis lapponica*, *Pedicularis oederi*, *Potentilla nivea*, *P. crantzii*, *P. prostrata*.

Kobresio-Dryadetalia Ohba 1974. Д.в. порядка = Д.в. класса.

Kobresietalia capilliformis Tzepekova 1987 – кобрезиевые луга Кавказа. Д.в. – *Alchemilla sericata*, *A. retinervis*, *Antennaria caucasica*, *Kobresia capilliformis*, *Bistorta vivipara*, *Primula elatior*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Valeriana alpestris*.

SESLERIETEA ALBICANTIS Oberd. 1978 согг. Oberd. 1990 – субальпийские и альпийские кальцефильные луга и пустоши Центральной и Южной Европы. Д.в. – *Anemonastrum narcissiflorum*, *Astragalus australis*, *Gentiana verna*, *Pedicularis verticillata*, *Potentilla crantzii*, *Sesleria coerulea*, *Scabiosa opaca*.

Seslerietalia albicantis Oberd. 1978 согг. Oberd. 1990. Д.в. порядка = Д.в. класса.

CARICETEA CURVULAE Br.-Bl. 1948 – циркумполярные альпийские, субальпийские, арктические и субарктические луга и пустоши на кислых почвах. Д.в. – *Agrostis rupestris*, *Campanula alpina*, *Carex bigelowii*, *C. curvula*, *Euphrasia tatrae*, *Festuca supina*, *Helictotrichon versicolor*, *Hieracium alpinum*, *Homogyne alpina*, *Huperzia selago*, *Juncus trifidus*, *Luzula spicata*, *Oreochloa disticha*, *Primula minima*, *Senecio carpathicus*, *Cetraria cuculata*, *C. islandica*, *C. nivalis*, *Polytrichum piliferum*, *Racomitrium canescens*, *Thamnochloa vermicularis*.

Caricetalia curvulae Br.-Bl. in Br.-Bl. et Jenny 1926 – ацидофильные низкотравные злаково-осоковые луга альпийского и субальпийского поясов гор Центральной и Южной Европы. Д.в. – *Agrostis rupestris*, *Campanula alpina*, *Carex bigelowii*, *C. curvula*, *Euphrasia tatrae*, *Festuca supina*, *Helictotrichon versicolor*, *Hieracium alpinum*, *Homogyne alpina*, *Huperzia selago*, *Juncus trifidus*, *Luzula spicata*, *Oreochloa disticha*, *Primula minima*, *Senecio carpathicus*, *Cetraria cuculata*,

C. islandica, *C. nivalis*, *Polytrichum piliferum*, *Racomitrium canescens*, *Thamnomia vermicularis*.

Festucetalia woronowii Tzepakova 1987 – субальпийские и альпийские луга на кислых почвах Кавказа. Д.в. – *Alchemilla caucasica*, *Anthemis sosnovskiana*, *Bupleurum polymorbum*, *Calamagrostis arundinacea*, *Centaurea cheiranthifolia*, *Euphrasia taurica*, *Stachys macrantha*, *Festuca woronowii*, *Myosotis alpestris*, *Silene ruprechtii*.

Juncetalia trifidi Daniels 1994 – циркумполярные арктические, субарктические и высокогорные травяно-моховые тундровые луга на бедных и кислых почвах в горах суббореальной и бореальной зон. Д.в. – *Carex bigelowii* s.l., *Festuca ovina* s.l., *Juncus trifidus*, *Luzula spicata*, *Poa arctica*, *Salix glauca*, *Steris alpina*, *Stereocaulon paschale*.

LOISELEURIO-VACCINIETEA Egger 1952 – арктоальпийские кустарничковые и кустарничковые мохово-лишайниковые пустоши на ислях почвах обдуваемых ветром малоснежных местообитаний. Д.в. – *Arctostaphylos uva-ursi*, *Empetrum hermaphroditum*, *Loiseleuria procumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*.

Rhododendro-Vaccinietalia Br.-Bl. in Br.-Bl. et Jenny 1926. Д.в. по-рядка = Д.в. класса.

SALICETEA HERBACEAE Br.-Bl. 1948 – приснежные ковры и луговины. Д.в. – *Kiaeria starkei*, *Luzula alpino-pilosa*, *Omalotheca supina*, *Polytrichum sexangulare*, *Salix herbacea*, *Sibbaldia procumbens*.

Salicetalia herbaceae Br.-Bl. in Br.-Bl. et Jenny 1926 – сообщества на силикатных почвах. Д.в. – *Kiaeria starkei*, *Luzula alpino-pilosa*, *Omalotheca supina*, *Polytrichum sexangulare*, *Salix herbacea*, *Sibbaldia procumbens*.

Arabidetalia coeruleae Rubel ex Br.-Bl. 1948 – базифильные кустарничковые сообщества на долгоснежных малоподвижных осыпях. Д.в. – *Plantago atrata*, *Salix reticulata*, *S. retusa*.

MULGEDIO-ACONITETEA Hadac et Klika in Klika et Hadac 1944 – Евросибирские субарктические, субальпийские и альпийские высокотравья, кустарничковые сообщества и редколесья. Д.в. – *Aconogonon alpinum*, *Campanula latifolia*, *Cicerbita alpina*, *Delphinium elatum*, *Deschampsia cespitosa*, *Geranium sylvaticum*, *Lilium martagon*, *Milium effusum*, *Myosotis sylvatica*, *Oberna beben*, *Ranunculus platanifolius*, *Rumex alpestris*, *Senecio nemorensis*, *Veratrum lobelianum*.

Adenostyletalia G.Br.-Bl. et J.Br.-Bl. 1931 – широколистное высокотравье (иногда с примесью кустарников) на богатых почвах, распространено от нижнего альпийского до верхнего лесного пояса гор Европы и Южной Гренландии. Д.в. – *Aconitum napellus*, *Adenostyles alliariae*, *Carduus bicolorifolius*, *Crepis mollis*, *Doronicum austriacum*, *Epilobium alpestre*, *Heraclium palmatum*, *H. spondylium*, *Petasites kablitzianus*, *Valeriana sambucifolia*.

Calamagrostietalia villosae Pawlowski et al. 1928 – высокотравье субальпийского (подгольцового) и верхнего лесного поясов с преобладанием злаков. Д.в. – *Achillea millefolium* s.l., *Anemonastrum narcissiflora* s.l., *Bistorta major*, *Campanula rotundifolia*, *Dianthus superbus*, *Sanguisorba officinalis*, *Solidago virgaurea*.

Rumicetalia alpini Mucina in Karner et Mucina 1993 – нитрофильные рудеральные сообщества в субальпийском поясе. Д.в. – *Alchemilla vulgaris* agg., *Carduus bicolorifolius*, *Chaerophyllum birsutum*, *Gagea fistulosa*, *Lamium album*, *L. maculatum*, *Poa annua* agg., *Ranunculus repens*, *Rubus idaeus*, *Rumex alpinus*, *Stellaria media*, *Urtica dioica*, *Veratrum lobelianum*.

CALLUNO-ULICETEA Br.-Bl. et R.Tx. ex Klika et Hadac 1944 – пустоши и луга на бедных кислых почвах равнинных и низкогорных регионов Европы. Д.в. – *Antennaria dioica*, *Anthoxanthum odoratum*, *Calluna vulgaris*, *Carex pillifera*, *Genistella sagittalis*, *Hieracium pilosella*, *Luzula campestris*, *L. multiflora*, *Lycopodium clavatum*, *Potentilla erecta*, *Sieglingia decumbens*.

Nardetalia Oberd. ex Prsg. 1949 – пустоши и луга на бедных кислых почвах равнинных и низкогорных регионов Европы. Д.в. – *Arnica montana*, *Botrychium lunaria*, *Carex pallescens*, *Coeloglossum viride*, *Hieracium lactucella*, *Hypericum maculatum*, *H. perforatum*, *Nardus stricta*, *Scorzonera humilis*, *Veronica officinalis*.

10.4.8. Болотная растительность

OXYCOCCO-SPHAGNETEA Br.-Bl. et R.Tx. ex Westhoff et al. 1946 – олиготрофные и олиго-мезотрофные сфагновые верховые и переходные болота голарктических областей. Д.в. – *Arnica montana*, *Botrychium lunaria*, *Carex pauciflora*, *Drosera rotundifolia*, *Eriophorum vaginatum*, *Oxycoccus palustris*, *Polytrichum strictum*, *Sphagnum magellanicum*.

Sphagnetalia magellanici Kastner et Flossner 1933 – олиготрофные и олиго-мезотрофные болота субконтинентальных и континентальных областей. Д.в. – *Chamaedaphne calyculata*, *Ledum palustre*, *Milia anomala*, *Rubus chamaemorus*, *Sphagnum angustifolium*, *S. fuscum*, *Vaccinium uliginosum*.

SCHEUCHZERIO-CARICETEA FUSCAE R.Tx. 1937 – мелкоосоковые моховые мезотрофные болота. Д.в. – *Calliergon giganteum*, *Carex lasiocarpa*, *C. limosa*, *C. nigra*, *C. panicea*, *C. rostrata*, *Comarum palustre*, *Eriophorum polystachion*, *Menyanthes trifoliata*, *Sphagnum fallax*, *S. subsecundum*.

Scheuchzerietalia palustris Nordhagen 1937 – осоково-моховые мезо- и олиготрофные болота. Д.в. – *Scheuchzeria palustris*, *C. rostrata*, *Drosera anglica*, *D. rotundifolia*, *Rhynchospora alba*, *Sphagnum cuspidatum* + *нрцымствие* Д.в. класса *Oxycocco-Sphagnetea*.

Caricetalia fuscae Koch 1926 em. Br.-Bl. 1949 – осоково-травяно-моховые сообщества на минерализующихся торфянистых и минеральных пересуважисненных почвах. Д.в. – *Agrostis canina*, *Carex canescens*, *C. echinata*, *C. bartmanii*, *C. nigra*, *C. flava*, *Epilobium palustre*, *Equisetum palustre*, *Juncus filiformis*, *Salix rosmarinifolia*, *Viola palustris*.

Caricetalia davallianae Br.-Bl. 1949 – осоково-моховые сообщества на минералотрофных торфянистых богатых кальцием почвах. Д.в. –

Blasmus compressus, *Campylium stellatum*, *Carex capillaris*, *C. da-valliana*, *C. hostiana*, *C. lepidocarpa*, *Cratoneurum commutata*, *C. filicinum*, *Dactylorhiza incarnata*, *Drepanocladus revolvens* var. *intermedius*, *D. lycopodioides*, *Epipactis palustris*, *Liparis loeselii*, *Orchis latifolia*, *O. palustris*, *Parnassia palustris*, *Pinguicula vulgaris*, *Primula farinosa*, *Schoenus ferrugineus*, *S. nigricans*, *Tofieldia calyculata*.

Deschampsietalia glaucae Pestryakov et Gogoleva 1989 – олигомезотрофные болота с доминированием *Deschampsia glauca* в районах распространения вечной мерзлоты Восточной Сибири (пойма в визовьях р. Яны). Д.в. – *Deschampsia glauca*, *Coeblearia groenlandica*, *Stellaria bumifusa*.

Arctophiletalia fulvae Pestryakov et Gogoleva 1989 – флористически бедные сообщества мелководий озер, стариц и мочажин в таежной, лесотундровой и тундровой зонах с доминированием *Arctophila fulva* на мерзлотных почвах в Восточной Сибири. Д.в. – *Arctophila fulva* (dom.).

Caricetalia meyeriana Akhtiamov 1987 – дальневосточные мезотрофные болота, описанные в долине Амура. Д.в. – *Carex meyeriana*, *Calamagrostis neglecta*, *Caltha membranacea*, *Iris laevigata*, *Lathyrus pilosus*, *Pedicularis grandiflora*, *Salix myrtilloides*, *Sanguisorba parviflora*, *Stachys aspera*, *Triadenum japonicum*.

ALNETEA GLUTINOSAE Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946 – низинные эутрофные черноольховые, пушистоберезовые заболоченные леса и заросли ивовых кустарников на торфянистой почве. Д.в. – *Alnus glutinosa* (dom.), *Betula pubescens* (dom.), *Frangula alnus*, *Ribes nigrum*, *Calamagrostis canescens*, *Calla palustris*, *Carex acutiformis*, *C. caespitosa*, *C. elongata*, *C. juncella*, *Comarum palustre*, *Dryopteris carthusiana*, *D. cristata*, *Frangula alnus*, *Galium palustre*, *G. uliginosum*, *Lycopus europaeus*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Scutellaria galericulata*, *Solanum dulcamara*, *Sphagnum squarrosum*, *Thelypteris palustris*.

Alnetalia glutinosae R.Tx. 1937. Д.в. порядка = Д.в. класса.

Salicetalia auritae Doing 1962 – кустарниковые низинные болота. Д.в. – *Salix aurita*, *S. cinerea* (dom.), *S. pentandra*.

VACCINETEA ULIGINOSI Tx. 1955 – заболоченные леса со сфагновыми мхами, занимающие промежуточное положение между классами *Vaccinio-Piceetea* и *Охусоссо-Sphagnetea*. Д.в. – *Vaccinium uliginosum*, *Betula pubescens*, *Pinus sylvestris*, *Ledum palustre*, *Polytrichum strictum*, *Sphagnum nemoreum* + Д.в. классов *Vaccinio-Piceetea* и *Охусоссо-Sphagnetea*.

Vaccinietalia uliginosi R.Tx. 1955. Д.в. порядка = Д.в. класса.

10.4.9. Лесная растительность

SALICETEA PURPUREAE Moog 1958 – пойменные прирусловые иво-тополевые леса и кустарниковые сообщества. Д.в. – *Calystegia sepium*, *Galium rivale*, *Lysimachia nummularia*, *L. vulgaris*, *Mentha*

arvensis, *Phalaroides arundinacea*, *Poa palustris*, *P. trivialis*, *Populus nigra*, *Rubus caesius*, *Salix alba*, *S. triandra*, *S. viminalis*, *Solanum dulcamara*, *Stachys palustris*.

Salicetalia purpureae Moog 1958. Д.в. порядка = Д.в. класса.

Populetalia laurifolio-suaveolentis Mirkin et al. 1986 – азиатские тополево-ивовые прирусловые леса. Д.в. – *Populus suaveolens*, *Salix schwerinii*.

QUERCO-FAGETEA Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937 – мезофитные и мезоксерофитные широколиственные листопадные леса на богатых почвах в зоне умеренного климата. Д.в. – *Quercus robur*, *Corylus avellana*, *Euonymus verrucosa*, *Lonicera xylosteum*, *Viburnum opulus*, *Aegopodium podagraria*, *Anemone altaica*, *A. nemorosa*, *A. ranunculoides*, *Brachypodium sylvaticum*, *Epipactis bellaborine*, *Campanula trachelium*, *Geranium robertianum*, *Lathyrus vernus*, *Lilium martagon*, *Poa nemoralis*, *Primula macrocalyx*, *Stellaria holostea*, *Viola mirabilis*.

Fagetalia sylvaticae Pawlowski in Pawlowski, Sokolowski et Wallisch 1928 – европейские мезофитные широколиственные леса. Д.в. – *Acer platanoides*, *Tilia cordata*, *Ulmus glabra*, *Daphne mesereum*, *Asarum europaeum*, *Actaea spicata*, *Athyrium filix-femina*, *Campanula latifolia*, *Dryopteris filix-mas*, *Carex pilosa*, *C. sylvatica*, *Festuca gigantea*, *Galium odoratum*, *Geum urbanum*, *Impatiens noli-tangere*, *Milium effusum*, *Paris quadrifolia*, *Polygonatum multiflorum*, *Pulmonaria obscura*, *Scrophularia nodosa*, *Stellaria bungeana*, *S. nemorum*, *Stachys sylvatica*.

Quercetalia pubescentis Klika 1933 – европейские термофильные флористически богатые светлые дубовые леса на богатых почвах. Д.в. – *Agrimonia eupatoria*, *Betonica officinalis*, *Brachypodium pinnatum*, *Campanula bononiensis*, *Campanula persicifolia*, *Cephalanthera rubra*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Clinopodium vulgare*, *Cruciata glabra*, *Digitalis grandiflora*, *Fragaria viridis*, *Geranium sylvaticum*, *Potentilla alba*, *Pulmonaria dacica*, *Pyrethrum corymbosum*, *Serratula tinctoria*, *Thalictrum minus*, *Trifolium medium*, *Veronica teucrium*, *Viola hirta*.

Lathyro-Carpinetalia caucasicae Passarge 1981 – дубово-грабовые леса Центрального Кавказа. Д.в. – *Cerasus avium*, *Pyrus caucasica*, *Corylus avellana*, *Euonymus europaea*, *E. verrucosa*, *Brachypodium sylvaticum*, *Dactylis glomerata*, *Lathyrus roseus*, *Melica nutans*.

Prunetalia Tx. 1952 – вторичные древесно-кустарниковые сообщества на теплых сухих и часто карбонатных почвах. Д.в. – *Acer campestre*, *Berberis vulgaris*, *Clematis vitalba*, *Cornus sanguinea*, *Crataegus curvisepala*, *C. monogyna*, *Euonymus europaea*, *Prunus spinosa*, *Rhamnus cathartica*, *Rosa canina*, *R. spinosissima*, *Ulmus minor*.

VACCINIO-PICEETEA Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss. et Vlieger 1939 – бореальные хвойные леса на бедных кислых почвах с развитым моховым покровом. Д.в. – *Picea abies* (reg.), *Picea obovata* (reg.), *Abies sibirica* (reg.), *Pinus sylvestris* (reg.), *Pinus sibirica* (reg.), *Larix sibirica* (reg.), *Lycopodium annotinum*, *Linnaea borealis*, *Orthilia secunda*.

Pyrola rotundifolia, *Pyrola minor*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitisidaea*, *Dicranum polysetum*, *Dicranum scoparium*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Ptilium crista-castrensis*.

Piceetalia excelsae Pawlowski in Pawlowski, Sokolowski et Wallisch 1928 – европейские хвойные леса на бедных кислых почвах. Д.в. – *Picea abies*, *Vaccinium myrtillus*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Oxalis acetosella*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Pyrola rotundifolia*, *Atyrium filix-femina*, *Rhytidadelphus triquetrus*.

Vaccinio-Pinetalia sibiricae Zhitlukhina et Alimbekova 1987 – кедрово-лиственничные леса Саян с развитым моховым ярусом. Д.в. – *Pinus sibirica*, *Larix sibirica*, *Lonicera altaica*, *Bergenia crassifolia*, *Carex iljinii*.

BRACHYPODIO PINNATI-BETULETEA PENDULAE Ermakov, Koroljuk et Latchinsky 1991 – гемибореальные сосновые, лиственничные и березовые травяные мезофитные леса Западной и Центральной Сибири. Д.в. – *Betula pendula*, *Pinus sylvestris*, *Brachypodium pinnatum*, *Calamagrostis arundinacea*, *Iris ruthenica*, *Rubus saxatilis*, *Hieracium umbellatum*, *Pleurospermum uralense*, *Pulmonaria dacica*, *Tbalictrum minus*.

Carici macrourae-Pinetalia sylvestris Ermakov, Koroljuk et Latchinsky 1991 – мелколиственные и светлохвойные леса с остепненным травяным ярусом. Д.в. – *Vulpurum aureum*, *Carex macroura*, *Cimicifuga foetida*, *Heracleum dissectum*, *Lilium pilosiusculum*, *Labyrus humilis*, *Pteridium aquilinum*, *Trollius asiaticus*, *Viola uniflora*.

Calamagrostio epigeii-Betuletalia pendulae Koroljuk in Ermakov et al. 1991 – остепненные мелколиственные березовые и осиновые леса лесостепной зоны Западной Сибири на слабозасоленных серых лесных глинистых почвах. Д.в. – *Artemisia macrantha*, *Calamagrostis epigeios*, *Cnidium dubium*, *Galatella biflora*, *Geranium bifolium*, *Heracleum sibiricum*, *Poa angustifolia*, *Serratula wolffii*.

RHYTIDIO RUGOSI-LARICETEA SIBIRICAE K. Korotkov et Ermakov (in press) – мезоксерофитные и криомезоксерофитные лиственничные и ксеропетрофитные сосновые леса горной лесостепи ультраконтинентальных районов Южной Сибири. Д.в. – *Larix sibirica* (dom.), *Carex pediformis*, *C. amurenensis*, *Aster alpinus*, *Bromopsis pampelliana*, *Scorzonera radiata*, *Tbalictrum foetidum*, *Rhytidium rugosum*, *Abietinella abietina*, *Schizonepeta multifida*, *Galium verum*, *Poa sibirica*, *Veronica incana*.

Astero alpini-Laricetalia sibiricae Ermakov et I. Korotkov in Ermakov et al. 1992 – мезоксерофитные леса лесостепного и степного поясов (400-1800 м). Д.в. *порядка* = Д.в. *класса*.

Festuco ovinae-Laricetalia sibiricae I. Korotkov et Ermakov in Ermakov et al. 1992 – криоксеромезофитные лиственничные псевдотаежные леса на длительно-мерзлотных почвах монгольского Алтая и южной Тувы. Д.в. – *Festuca ovina*, *Campanula turczaninowii*, *Anemonastrum crinitum*, *Valeriana alternifolia*, *Bistorta vivipara*.

QUERCO MONGOLICAE-BETULETEA DAVURICAE Ermakov et Petelin 1997 – ксеромезофитные и мезофитные гемиборсальные леса Дауро-Маньчжурской горной лесостепи. Д.в. – *Betula davurica*, *Fragaria orientalis*, *Iris uniflora*, *Calamagrostis brachytricha*, *Saussurea elongata*, *Sedum aizoon*, *Symurus deltoides*, *Vicia pseudorobus*, *Viola dactyloides*, *Potentilla fragariodes*, *Artemisia integrifolia*, *Patrinia scabiosifolia*, *Aster tataricus*, *Geranium eriostemon*, *Adenophora verticillata*, *A. tricuspidata*, *Campanula cephalotes*, *Carex lanceolata*, *Lilium pensylvanicum*.

Quercu mongolicae-Betuletalia davuricae Ermakov et Petelin 1997. Д.в. *порядка* = Д.в. *класса*.

FAGETEA CRENATAE Miyawaki, Ohba et Murase 1964 – широколиственные и хвойно-широколиственные леса умеренной и умеренно-холодной зон Восточной Азии. Д.в. – *Quercus mongolica*, *Acer pseudosieboldianum*, *A. mono*, *Tilia amurenensis*, *Corylus mandschurica*, *Fraxinus rhynchophylla*, *Corylus mandschurica*, *Maackia amurenensis*, *Pyrola japonica*.

Rhododendro-Quercetalia mongolicae Kim 1990 – широколиственные и смешанные леса Северо-Восточной Азии. Д.в. *порядка* = Д.в. *класса*.

Tilietalia amurenensis Galkina et Petelin 1990 – липовые, кленово- и дубово-липовые леса пологих склонов и водоразделов в Южном Приморье российского Дальнего Востока. Д.в. – *Tilia amurenensis*, *Acer mono*, *Fraxinus rhynchophylla*, *Mainthemum dilatatum*.

Schisandro-Pinetalia koraiensis Gumarova 1993 – континентальные умеренно-холодные хвойно-широколиственные неморальные леса российского Дальнего Востока. Д.в. – *Pinus koraiensis*, *Phladelphus tenuifolia*, *Schisandra chinensis*, *Acer mono*, *Euozymus pauciflora*, *Eleutherococcus senticosus*.

ВЫВОДЫ

Классификация растительности – центральный раздел фитоценологии. На развитие принципов классификации оказала влияние «экология экологов». Северная традиция классификации по доминантам формировалась в Скандинавии, России и США при изучении бореальных лесов; южная, флористическая – во Франции при изучении травяно-кустарниковых сообществ Средиземноморья. В истории развития классификации сменялись три основных методологических подхода: дедуктивный, индуктивно-дедуктивный и дедуктивно-индуктивный. Эти не альтернативные подходы используются до сих пор: дедуктивный – при районировании растительности, индуктивно-дедуктивный – при физиономических классификациях, дедуктивно-индуктивный – при эколого-флористической классификации.

Классификации на организменном уровне (таксономия) и уровне сообществ (синтаксономия) принципиально различаются. Основными критериями таксономии являются морфологические признаки, а целью классификации – создание системы, отражающей историю развития растительно-

го мира. В таксономии можно установить четко различимые и генетически изолированные биологические виды-эталон, в масштабе которых континуальные совокупности (микровиды-жордановы, гибридирующие виды и т.д.) разбиваются на таксономические виды.

Синтаксономия отражает экологическую и сукцессионную дифференциации континуума растительности, никаких типов-эталон в этом случае нет, и потому объем синтаксонов разных рангов устанавливается условно на основе коллективного опыта.

Физиономические классификации в настоящее время позволяют устанавливать крупные единицы биогеографического (экосистемного) районирования планеты – биомы, хотя для предварительной ориентации в растительности можно выделять доминантные типы и меньшего объема.

При эколого-флористической классификации Браун-Бланке единицы всех уровней выделяются в первую очередь на основе флористического состава, индицирующего изменения условий среды и сукцессионный статус сообществ. В составе группы диагностических видов, на основе которых различаются синтаксоны, могут выделяться или не выделяться характерные и дифференцирующие виды. При классификации сообществ с невысоким видовым богатством в качестве дополнительных используются физиономические, экопические и географические критерии.

Система Браун-Бланке обладает рядом неоспоримых достоинств, которые сделали ее для современной НОР «синтаксономическим эсперанто». Эти достоинства – развитая редукционистская методология, позволяющая сводить континуум к иерархической системе дискретных единиц; высокая информативность синтаксонов, отражающих экологические условия и сукцессионный статус сообществ (а соответственно и их продуктивность и биологическое разнообразие); гибкость критериев классификации и возможность дополнять флористические критерии экологическими, физиономическими и географическими признаками; открытость и пластичность системы, пополняемой новыми данными при их появлении; развитая система номенклатуры, регламентируемой «Международным кодексом фитосоциологической номенклатуры»; строгая форма документирования результатов классификации фитоценологических таблицами.

Метод Браун-Бланке, вначале отражавший концепцию «единиц в растительности», в настоящее время впитал методологию континуума. В результате появились такие подходы и принципы, как признание невозможности построения естественной классификации; допущение разного уровня классифицируемости растительности, организованной в соответствии с разными моделями; принцип множественности синтаксономических решений, дедуктивный метод классификации; широкое внедрение компьютерных методов, ускоряющих процесс обработки геоботанических описаний и позволяющих классифицировать описания растительности «серых зон», которые выбраковывались при обработке геоботанических данных классическим методом фитоценологических таблиц.

В настоящее время метод Браун-Бланке стал основой систематизации геоботанических данных фитоценологами стран бывшего СССР – Балтии и СНГ. Резко усилились международное сотрудничество российских синтаксономистов и их участие в выполнении международных проектов («Обзор растительности Европы»).

Глава II

ПАРАДИГМЫ ФИТОЦЕНОЛОГИИ И ОБЗОР ОСНОВНЫХ КONTИНУУМОВ ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОГО УРОВНЯ

Как уже отмечалось, фитоценологический уровень изучения растительности – центральный в НОР, и именно в недрах фитоценологии рождались популяционные подходы и различные варианты биологических и экологических классификаций видового уровня. Как будет показано, фитоценозы и их типы как «кирпичики» лежат в основе большинства подходов к растительности на инфраценологическом уровне.

11.1. Парадигмы фитоценологии

Понятие «парадигма», несмотря на древнее происхождение (его использовал еще Аристотель), пришло в современную науку из талантливой книги Т.Куна (1975) о структуре научных революций. Кун считает, что развитая наука всегда опирается на систему представлений, которая называется парадигмой. В рамках парадигмы происходит развитие науки, но со временем парадигма стареет, так что уже не может объяснять описываемые закономерности явлений природы или общества. Тогда происходит научно-техническая революция и смена парадигм.

Представления о дискретных сообществах (единицах в растительности) и взгляд на растительность как на континуум – типичные научные парадигмы, хотя процесс их смены затянулся и продолжается на протяжении практически всего XX столетия. Впрочем, сегодня парадигму континуума разделяет уже большинство исследователей.

В табл. 20 приведены результаты сравнения парадигм органицизма (дискретное понимание растительного сообщества явно или не явно исходит из аналогии с организмами) и континуализма.

Сравнение основных элементов парадигм органицизма и континуализма в фитоценологии

Таблица 20

Вопрос	Парадигма	
	Органицизм	Континуализм
Понимание фитоценоза	Реальные, исторически обусловленные целостные совокупности популяций, связанные в первую очередь взаимоотношениями растений и формирующиеся под контролем эдификаторов	Условно однородные части континуума, совокупности дифференцированных по экологическим нишам популяций, объединенных условиями среды. Вклад взаимоотношений в организацию фитоценоза в разных типах растительности различен
Категории для оценки разнообразности популяций внутри сообщества	Фитоценоотипы – типы популяций по характеру взаимоотношений	Типы эколого-фитоценоотических стратегий – типы популяций по реакции на биотические и абиотические условия
Представления о синморфологии	Мероценозы (ярусы, микрогруппировки) различаются четко	Мероценозы могут различаться четко и нечетко, но чаще в сообществах господствуют вертикальный и горизонтальный континуумы
Представления о синдинамике	В ходе изменения сообществ как целостных единиц повышается уровень коадаптации популяций. Процессы жестко детерминированы и завершаются ограниченным числом устойчивых сообществ-климаксов	В ходе изменения сообществ популяции меняются более или менее независимо, процессы носят характер стохастических, сопровождаются дифференциацией экологических ниш и завершаются климакс-континуумом.
Отношение к проблеме классификации растительности	Можно построить естественную иерархическую систему на основе сходства эдификаторов как видов, определяющих внутренние сущности сообществ	Естественная иерархическая классификация невозможна из-за многомерности континуума растительности. Любая классификация – приближение к естественной; предпочтительны классификации, основанные на экологическом сходстве сообществ

11.2. Основные континуумы фитоценоотического уровня и их редукция

Все рассмотренные до сих пор признаки фитоценозов: их границы в пространстве, модели организации, видовое богатство, синморфология, типы циклической динамики, различные формы векторизованных изменений (сукцессии и эволюция) – результат проявления прагматического подхода и редукции континуума до дискретности. Удобнее иметь дело с ограниченным числом фитоценозов, синтаксонов, моделей организации сообществ или типов сукцессий, чем с описанием непрерывных изменений объектов. Поэтому сведем рассмотренные явления фитоценоотического уровня в общую таблицу континуумов, включая внутрифитоценоотические (мероценоотические) континуумы изменения вертикальной и горизонтальной структуры сообществ (табл. 21). Такая таблица позволит не только собрать воедино все параметры изменения растительности этого уровня, но и напомнить о тех континуумах и способах их редукции, которые уже известны из этой части книги.

Таблица 21

Континуумы фитоценоотического уровня

Тип континуума	Характеристика	Направление редукции
Собственно фитоценоотический уровень		
Топографический	Непрерывные изменения растительности в пространстве	Фитоценозы
Временной: сукцессионный	Непрерывные изменения состава видов	Фазы сукцессии
Фенологический	Непрерывное сезонное изменение сообщества	Аспекты
Флюктуационный	Индивидуальный характер флюктуационных состояний сообщества	Типы флюктуационных состояний
Видовое богатство	Ряд от мало- до многовидовых сообществ	Типы сообществ по видовому богатству
Интенсивность фитоценоотических отношений	Ряд сообществ по уровню организованности от аутоэкологического (пустыня) до синэкологического (тайга)	Типы (модели) фитоценоотической организации
Время жизни	Изменение времени жизни сообществ от нескольких недель (рудеральные сообщества однолетников) до столетий (климаксовые леса)	Типы сообществ по стабильности

Окончание табл. 21

Тип континуума	Характеристика	Направление редукции
Устойчивость к нарушениям	От устойчивых до неустойчивых, отдельно по отношению к разным экзогенным факторам (рекреация, выпас, пожары и т.д.)	Типы сообществ по устойчивости к нарушениям
Градиентный	Изменения растительности вдоль комплексных градиентов среды	Фитоценозы
Синтаксономический	Изменения растительности в синтаксономическом пространстве (наличие переходных «интерпретируемых» сообществ)	Синтаксоны
Синфлористический	Индивидуальный характер ценофлор синтаксонов разного уровня	Типы ценофлор
Синхорологический	Индивидуальный характер распределения синтаксонов в пространстве	Типы ареалов синтаксонов
Иерархический	Отсутствие качественных различий между диагностическими характеристиками синтаксонов разного уровня	Синтаксономическая иерархия
Субфитоценоотический (мероценоотический) уровень		
Горизонтальный	Изменение горизонтальной структуры сообщества под влиянием случайных и фитоценоотических эффектов	Микрогруппировки
Вертикальный	Характер распределения надземной и подземной фитомассы по вертикали	Ярусы (при преобладании дискретности) и слои (при преобладании непрерывности)

ЧАСТЬ 3

ИНФРАЦЕНОТИЧЕСКИЙ УРОВЕНЬ

Эта часть включает обзор основных подходов к изучению пространственных единиц растительности (фитоценозов) инфраценоотического (надфитоценоотического) уровня, которые разделены на три группы: изучение флор (списков таксонов), пространственных (топографических) континуумов и территориальных единиц растительности. Кроме того, в этой части будут рассмотрены два варианта оценки биологического разнообразия инфраценоотического уровня: гамма-разнообразия – разнообразия видов определенной фитоценозы с масштабом, большим чем фитоценоз, и бета-разнообразия – экологического разнообразия растительности.

Глава 12 ФЛОРЫ

Сегодня можно говорить о трех подходах к анализу развития флористики.

изучение региональных флор, т.е. выявление списка видов территорий, границы которых достаточно произвольны. Обычно – это границы административной единицы;

изучение конкретных флор, т.е. флор экологически однородных территорий;

оценка гамма-разнообразия, т.е. выявление зависимости числа видов во флоре от размера обследованной территории и природных условий (климата и рельефа).

12.1. Региональные флоры

Выявление полного списка видов для территории области, республики или всей страны – это наиболее традиционный вариант флористических исследований, важнейшая задача, которая позволяет осуществлять один из вариантов биомониторинга – наблюдение за состоянием биологического разнообразия растительного региона. В результате такого исследования составляется полный список видов растений с оценкой их распространения, причем те, которым угрожает уничтожение, заносятся в «Красную книгу». При периодических повторных обследованиях вы-

является тенденция изменения флоры под влиянием человека, в первую очередь *адвентивизация*, т.е. увеличение доли заносных видов. В условиях нарушения естественной растительности эти виды могут получать преимущества перед аборигенами. Такое изменение видового состава флоры региона, называемое *синантропизацией флоры*, представляет собой один из вариантов *антропогенной эволюции растительности* (см. разд. 9.6.2).

Изучение флор регионов сегодня преобладает во флористике, причем главный защитник этого традиционного подхода В.Н.Тихомиров («Определитель растений Мещеры», 1987; «Флора Липецкой области», 1996) отмечал, что полное выявление флоры – это само по себе уже важное достижение науки.

12.2. Конкретные флоры

В начале 30-х годов, благодаря А.И.Толмачеву (1986), появилось экологическое направление флористики – разнообразие и состав флоры стали анализировать как отражение экологических условий. Основной объект экологической флористики – конкретную флору – Толмачев определил как «...совокупности видов, представляющие конкретные, действительно существующие комплексы их, а не умозрительные объединения, мы обозначаем, в противовес сводным (региональным, Б.М. и др.) флорам, как конкретные или элементарные флоры» (с. 8).

Таким образом, *конкретная флора* – это совокупность видов экологически однородного физико-географического района (один тип климата, один тип геоморфологического строения поверхности, один тип преобладающей растительности).

Выделение конкретных флор позволило сравнивать флоры различных районов и выявлять влияние на их характеристики экологических условий (климата, рельефа), истории, режима современного использования человеком.

Толмачев считал, что территория, соответствующая конкретной флоре, может меняться от 100 км² в Арктике до 1000 км² в тропиках. Б.А.Юрцев (1987) предложил понятия «*флористическое зондирование территории*» (выявление ее флоры) и «*проба флоры*» (такая полнота ее учета и охвата территории, когда выявлено большинство видов).

Кроме метода конкретных флор, в экологической флористике (особенно в Германии и других странах с ограниченной территорией и более высоким уровнем изученности флоры) используют картирование на сетчатой основе: вся территория делится на квадраты одинакового размера и для каждого квадрата составляется полный список флоры и соответственно оценивается ее общее видовое богатство. Объединенные вместе

квадраты со сходными значениями числа видов и расположенные в условиях одних и тех же ландшафтов будут аналогом конкретной флоры.

12.3. Анализ состава флор

Любая флора (региональная или конкретная) состоит из видов, различающихся по значительному числу параметров (систематической принадлежности, жизненной форме, географической характеристике, биологическим особенностям и т.п.). Поэтому качественный анализ состава флоры (составление различных спектров) – один из обязательных разделов любого флористического исследования, который позволяет понять историю и современное состояние флоры.

Для анализа флор составляются следующие спектры.

Систематический состав. Чаще всего анализируется распределение видов по семействам, причем особое внимание А.И.Толмачев предлагал уделять первым 10 ведущим семействам, представленность которых уже отражает и комплекс почвенно-климатических факторов, и историю, и современное состояние флоры, испытывающей влияние человека (как пример см. табл. 22).

Широко используются и такие показатели, как среднее число видов в роде, среднее число родов в семействе, которые могут получить эволюционную интерпретацию (чем больше родов в семействах, тем они древнее; чем больше видов в родах, тем, напротив, они отражают более поздние этапы эволюции).

Таблица 22

Число видов и родов
в 10 наиболее крупных семействах флоры
Липецкой области («Флора Липецкой области», 1996)

Семейство	Число видов	Число родов
Compositae	200	59
Graminea	134	54
Rosaceae	86	24
Crucifera	80	38
Cyperaceae	71	9
Leguminosae	63	19
Caryophyllaceae	61	23
Labiatae	52	23
Scrophulariaceae	52	13
Umbelliferae	42	35

Жизненные формы. Отражают разнообразие экологических условий, в которых сформировалась конкретная флора, и преобладающие типы сообществ. Разумеется, информативность такого спектра будет зависеть от того, насколько избранная система жизненных форм «работает» в данной флоре (см. гл. 1). Спектры жизненных форм наиболее информативны при сравнении флор крупных территорий. В табл. 23 показаны спектры жизненных форм по Раункиеру для основных биомов земного шара.

Таблица 23

Сравнение спектров жизненных форм ценофлор некоторых биомов, % от общего числа изученных видов (Уиттекер, 1980)

Биом	Фанерофиты	Хамефиты	Гемикриптофиты	Геофиты	Терофиты
Тропический дождевой лес	96	2	0	2	0
Субтропический лес	65	17	2	5	10
Лес умеренно теплой зоны	54	9	24	9	4
Лес умеренно холодной зоны	10	17	54	12	7
Тундра	1	22	60	15	2
Дубовое редколесье	30	23	36	5	6
Степь	1	12	63	10	14
Полупустыня	0	56	14	0	27
Пустыня	0	4	17	6	73

Типы ареалов и географические элементы (широтные и долготные, см. § 3.2). Эти характеристики могут дать дополнительную информацию об экологии и истории флоры. В табл. 24 приведен пример географического анализа флоры Окско-Клязьминского междуречья.

Синантропизированность флоры. Процесс пополнения флоры адвентивными растениями представляет собой один из наиболее современных и информативных вариантов биомониторинга за состоянием окружающей среды, так как доля заносных растений в большинстве современных флор колеблется от 11 до 30% и степень синантропизации флоры напрямую связана с интенсивностью трансформации растительности человеком (Туганаев, Пузырев, 1988).

Этот вариант анализа включает составление спектров по долевым участию разных групп синантропных видов (археофитов, неофитов, эргазифитов, эфемерофитов и т.д., см. § 3.3 и табл. 25).

Таблица 24

Спектр географических групп флоры Окско-Клязьминского междуречья («Определитель растений Мещеры», 1987)

Долготные группы и подгруппы	Широтная группа				Общее число видов
	боре-альная	немо-ральная	лесо-стенная	плори-зональ-ная	
Плюрирегиональная	—	—	—	26	26
Голарктическая	125	4	9	82	220
Евразийская	95	9	52	68	224
Евросибирская:	101	15	55	24	195
восточноевропейско-сибирская	78	7	19	10	114
европейско-западносибирская	23	8	24	14	69
восточноевропейско-западно-сибирская	—	—	12	—	12
Евросибирско-древнесредиземно-морская	4	6	23	7	40
Европейская:	123	63	60	27	273
паневропейская	93	37	27	20	177
среднеевропейская	13	20	4	5	42
восточноевропейская	17	6	29	2	54
Европейско-древнесредиземно-морская	3	6	15	7	31
Европейско-североамериканская	6	—	—	2	8
Общее число видов	457	103	214	243	1017

Таблица 25

Структура адвентивного компонента во флоре Литецкой области (абсолютное число видов / %, «Флора Литецкой области», 1996)

Группы видов по происхождению и времени заноса		Группы видов по степени натурализации				
		Эфемерофиты	Колонофиты	Эпектофиты	Агриофиты	Всего
Ксенофиты	Археофиты	5 / 1,6	2 / 0,7	28 / 9,2	2 / 0,7	37 / 12,1
	Кенофиты	78 / 25,5	12 / 3,9	62 / 20,2	9 / 2,9	161 / 52,6
	Всего	83 / 27,1	14 / 4,6	90 / 29,3	11 / 3,6	198 / 64,7
Ксеноэргазифиты	Археофиты	—	—	1 / 0,3	1 / 0,3	2 / 0,7
	Кенофиты	3 / 1,0	4 / 1,3	2 / 0,7	5 / 1,6	14 / 4,2
	Всего	3 / 1,0	4 / 1,3	3 / 1,0	6 / 2,0	16 / 5,2
Эргазифиты	Археофиты	5 / 1,6	—	—	—	5 / 1,6
	Кенофиты	23 / 7,5	29 / 9,5	29 / 9,5	6 / 2,0	87 / 28,4
	Всего	28 / 9,2	29 / 9,5	29 / 9,5	6 / 2,0	92 / 30,1
Итого		114 / 37,3	47 / 15,4	122 / 39,7	23 / 7,6	306 / 100

Фитосоциологический состав. Этот вариант флористических спектров используется пока сравнительно редко, но наиболее перспективен для сравнения флор (особенно конкретных) и позволяет оценить современную экологическую структуру флоры и степень ее адвентивизации.

При сопоставлении долевого участия видов разных порядков или классов можно получить наиболее интегрированную информацию о географии, экологии и антропогенном нарушении изученной флоры. При таком анализе к видам порядка относят и виды входящих в его состав союзов и ассоциаций. Если, например, в составе флоры преобладают виды классов Vaccinio-Piceetea, Quercu-Fagetea или Festuco-Brometea, то это свидетельствует о приуроченности флоры соответственно к таежной зоне, зоне широколиственных лесов и степной зоне, а участие видов синантропных классов Molinio-Arrhenatheretea, Artemisietea vulgaris, Plantaginetea majoris, Chenopodietea, Secalietea и др. — о степени нарушения флоры человеком при хозяйственном использовании района. Аналогичными индикаторами будут виды синтаксонов сообществ макрофитов или прибрежий (классы Charetea, Potametea, Lemnetae, Phragmiti-Magnocaricetea, и т.д.), засоленных местообитаний (Asteretea tripolium) и т.д.

Таблица 26
Фитосоциологический спектр двух городских флор
(Рябова, Ишбифдина, 1996)

Класс	Количество видов, % от всей флоры	
	Уфа	Бирск
Quercu-Fagetea	17,7	15,2
Molinio-Arrhenatheretea	16,8	21,9
Chenopodietea	16,2	14,5
Phragmiti-Magnocaricetea	8,8	9,5
Trifolio-Geranietea sanguinei	7,6	6,3
Festuco-Brometea	7,1	3,6
Artemisietea vulgaris	6,4	8,6
Salicetea purpurea	3,0	3,2
Potametea	3,0	2,5
Plantaginetea majoris	2,8	3,6
Galio-Urticetea	2,1	2,3
Bidentetea tripartiti	1,9	2,7
Alnetea glutinosae	1,6	0,9
Agropyretea repentis	1,3	1,4
Isoeto-Nanojuncetea	1,0	0,7
Виды прочих классов	2,7	3,1
Всего видов	100	100

Подобно тому, как при анализе таксономического спектра ранжируются семейства по числу видов и особое предпочтение отдается 10 ведущим семействам, при анализе фитосоциологического состава ранжируются классы системы Браун-Бланке по представленности их видов во флоре и выделяются 10 ведущих классов, которые и формируют ценотическое ядро флоры.

В табл. 26 представлены фитосоциологические спектры двух городских флор — Уфы и Бирска. Различающиеся по площади города (соответственно 500 и 50 км²) имеют один возраст (примерно 400 лет) и общее географическое положение — лесостепь, поэтому отличия их флор несущественны и площади в 50 км² вполне достаточно для оценки этого показателя.

12.4. Изучение гамма-разнообразия

Исследование изменения видового богатства флор в связи с различными факторами их формирования: благоприятностью и разнообразием условий среды, историей, современным влиянием человека — одна из центральных задач флористики.

Гамма-разнообразие — это общее разнообразие видов в ландшафте. Методическим аспектам его изучения посвящены исследования Л.И. Малышева (1975, Malyshev, 1991, 1993) и В.И. Шмидта (1976, 1987), которые опирались на работы О. Аррениуса (Arrenius, 1921) и Г. Глисона (Gleason, 1922), предложивших формулы выявления зависимости площади учетов и числа видов.

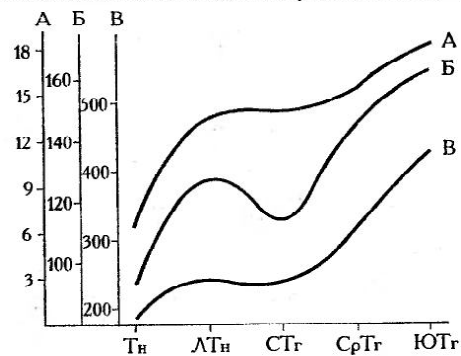


Рис. 17. Изменение гамма-разнообразия (числа видов в конкретной флоре) и некоторых климатических показателей на градиенте север-юг Средне-Сибирского плато (108° в.д.; по Malyshev, 1993): А — средняя температура июля, в градусах, В — число дней с температурой выше 0°, В — число видов, Тн — тундра, ЛТн — лесотундра, СТг — северная тайга, СрТг — средняя тайга, ЮТг — южная тайга

Не приводя самих формул, отметим, что в них в качестве компонентов формирования гамма-разнообразия заложены *альфа-разнообразия* (т.е. среднее богатство сообществ видами, отражающее прежде всего климат) и *бета-разнообразия* (т.е. гетерогенность территории). Гетерогенность территории, и в первую очередь ее рельеф, благодаря числу и протяженности основных градиентов пространства факторов среды определяют разнообразие растительных сообществ.

На рис. 17 показаны пять оценок гамма-разнообразия в ландшафтах, расположенных в условиях разного климата (от тундры до южной тайги), при постоянной площади флористического учета (около 100 км², Malyshev, 1993). Можно видеть, что при переходе от тундры к более южным районам (с увеличением числа безморозных дней и средней температуры июля) число видов возросло более чем в два раза.

ВЫВОДЫ

Изучение флор как основных пулов видов, которые формируют растительность, — традиционная и актуальная задача НОР. Можно изучать региональные флоры в пределах административно ограниченной территории или конкретные флоры, включающие виды одного природного района. В первом случае важно не только полностью выявить список видов, но и проанализировать качественный состав флоры: спектры систематического состава, состав жизненных форм, типы ареалов географических элементов, синантропизированность, фитоценологический состав.

Изучение гамма-разнообразия позволяет выявить зависимость общего числа видов географического ландшафта от климата и сложности форм рельефа.

Глава 13 РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Изучение растительности на инфраценоотическом уровне позволяет определить закономерности распределения видов и сообществ в ландшафтах и более крупных географических регионах. В рамках инфраценоотического уровня можно выделить несколько подуровней, позволяющих анализировать закономерности растительности в разном масштабе.

13.1. Шкалирование растительности

Шкалирование — это выявление закономерностей пространственного изменения растительности в разном масштабе.

В.В.Мазинг (1988) различает три инфраценоотических уровня фитоценозов — ландшафтный, региональный, планетарный. Фито-

ценозы разного уровня организуются различными факторами, потому выбор методов должен быть нацелен на выявление факторов, которые вызывают дифференциацию растительности. В табл. 27 показаны территориальные масштабы установления фитоценозов растительного покрова и вклад различных факторов в организацию этих фитоценозов.

Таблица 27

Ведущие факторы организации растительности
при различных масштабах (по Мазингу, 1988)

Фактор	Масштаб, км ²			
	планетарный (10 ⁶ –10 ⁸)	региональ- ный (10 ² –10 ⁵)	ландшафт- ный (1–10 ²)	цено- тический (1)
Солнечная радиация, сум- мы температур				
Сезонные факторы (време- на года)				
Формы рельефа				
Высотная поясность				
Континентальность климата				
Антропогенное влияние				
Поемность, эрозия				
Свойства почвы (грануло- метрический состав, плодородие)				
Свет				
Межвидовые взаимоотно- шения				

Совершенно очевидно, что на уровне выше фитоценоза значимость взаимоотношений растений резко падает, хотя и не исключается. Составляющими этих единств являются виды и их сочетания: флоры, которые формируются в условиях фитоценоотического окружения, и растительные сообщества, в той или иной мере организованные конкуренцией и другими формами отношений между растениями. Однако основную роль в организации этих единств играют внешние факторы — климат и рельеф.

13.2. Построение топоклинов

Топографический континуум (постепенность изменения видового состава растительности в пространстве) – краеугольное понятие континуализма (§ 7.1). Однако ординационных исследований пространственных закономерностей растительности выполнено меньше, чем исследований связи растительности с комплексными градиентами среды.

Результаты ординационного анализа топографических континуумов носят название *топоклинов*. Различают высотные топоклины, описывающие изменение растительности в связи с высотой над уровнем моря, и широтные топоклины, показывающие аналогичные изменения вдоль градиентов ориентации север-юг.

Высотные топоклины. Ординационный анализ топографических континуумов уходит своими корнями в «метод секущихся трансект» Р.Уиттекера (1980). Метод состоял в разбиении пространства местообитаний горных систем на классы по высоте над уровнем моря и по градиенту «топографического увлажнения» – от прогреваемых южных склонов до темных ущелий.

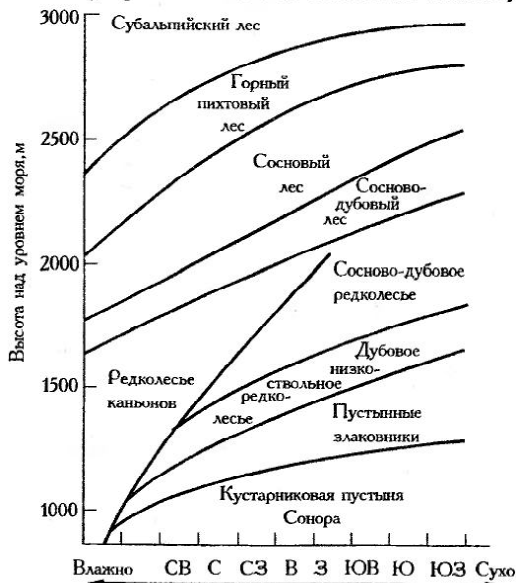
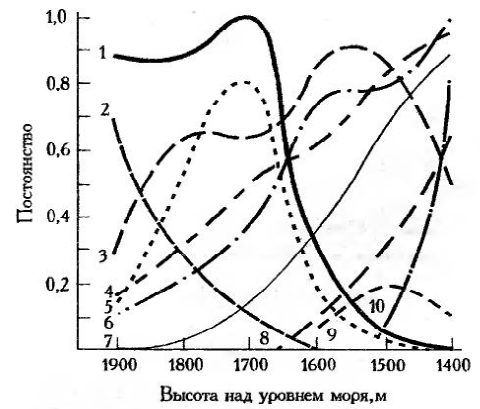
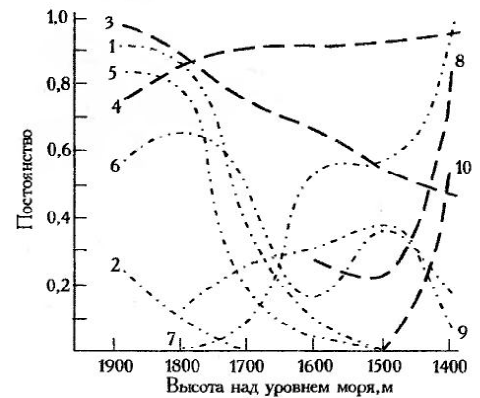


Рис. 18. Результаты ординации растительности методом секущихся трансект для гор Санта-Каталина (Уиттекер, 1980)



а)



б)

Рис. 19. Фрагменты высотных топоклинов растительности степей северовосточного Хангая (Монголия, склоны северной (а) и южной (б) экспозиции): 1 – *Sanguisorba officinalis*, 2 – *Anemone crinita*, 3 – *Galium verum*, 4 – *Poa attenuata*, 5 – *Dasiphora fruticosa*, 6 – *Helictotrichon schellianum*, 7 – *Koeleria cristata*, 8 – *Stipa krylovii*, 9 – *Cleistogenes squarrosa*, 10 – *Caragana microphylla*

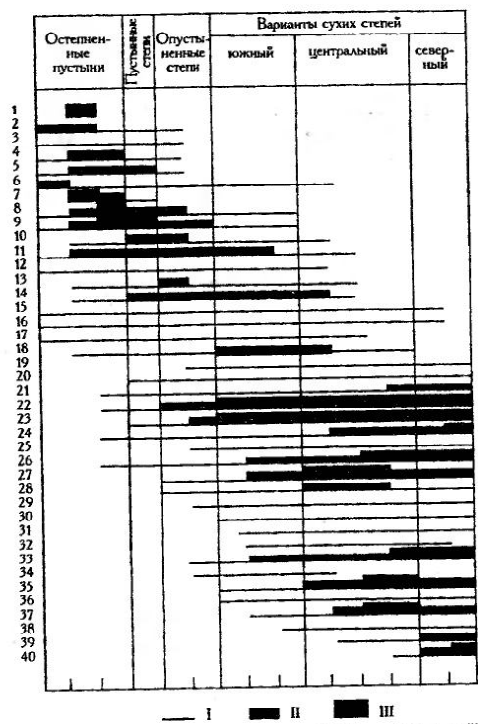


Рис. 20. Широтный топоклин диапозона пустыня — степь в Центральной Монголии: I — постоянство видов от 5 до 49%, II — от 50 до 79%, III — от 80 до 100%; каждое деление оси топоклина соответствует 25 км; 1 — *Brachanthemum gobicum*, 2 — *Salsola passerina*, 3 — *Zygophyllum xanthoxylon*, 4 — *Z. rosovii*, 5 — *Anabasis brevifolia*, 6 — *Reaumuria soongorica*, 7 — *Potanioia mongolica*, 8 — *Cleistogenes songorica*, 9 — *Stipa gobica*, 10 — *Iris bungei*, 11 — *Allium mongolicum*, 12 — *Bassia dasyphylla*, 13 — *Lagochilus ilicifolius*, 14 — *Allium polyrrhizum*, 15 — *Ptilotrichum canescens*, 16 — *Krascheninnikovia ceratoides*, 17 — *Peganum nigellastrum*, 18 — *Convolvulus ammanii*, 19 — *Achnatherum splendens*, 20 — *Haplophyllum dauricum*, 21 — *Caragana leucophloea*, 22 — *Cleistogenes squarrosa*, 23 — *Stipa krylovii*, 24 — *Artemisia frigida*, 25 — *Dontostemon integrifolius*, 26 — *Heteropappus hispidus*, 27 — *Carex duriuscula*, 28 — *Caragana pygmaea*, 29 — *Chamaerhodos erecta*, 30 — *Serratula centauroides*, 31 — *Sibbaldianthe adpressa*, 32 — *Potentilla bifurca*, 33 — *Agropyron cristatum*, 34 — *Artemisia sieversiana*, 35 — *Elymus chinensis*, 36 — *Bupleurum bicaule*, 37 — *Koeleria cristata*, 38 — *Cymbaria dahurica*, 39 — *Poa attenuata*, 40 — *Caragana microphylla*

Как интуитивно-статистический, метод опирался на массовые наблюдения в природе, но не включал каких-либо специальных статистических тестов для оценки силы влияния фактора ординации и соответственно выявления отличий эмпирических распределений видов от случайного.

Однако, поскольку градиенты были удлиненными (2500 м по высоте над уровнем моря с градациями 400 м), а из-за жаркого климата (зональной территорией в горах Санта-Каталина, где Уиттекер апробировал свой подход, была пустыня) экспозиционные различия оказались весьма значительными, выявленные закономерности были бесспорными. Индивидуальность экологии видов в этом обширном экологическом пространстве проявилась достаточно наглядно (рис. 18).

Высотные топоклины на статистической основе были построены авторами в Монголии. Рисунок 19 показывает и интенсивную смену видового состава от луговых сообществ через луговые степи к сухим степям при снижении высоты над уровнем моря и различия распределений этих видов по склонам разной экспозиции: на южных склонах экологически (климатически) равноценные местообитания для видов, локализованных в верхней части градиента, оказываются на 100–200 м выше, чем на северных.

Широтные топоклины. В Центральной Монголии был заложен широтный профиль (протяженностью 335 км) от предгорий Хэнтэя до пустынь. На рис. 20 показана схема широтных изменений состава растительности на профиле с нанесением на ось ординации градаций зонального подразделения растительности, которое принято в Монголии. На рисунке показано распределение 40 основных видов. Нетрудно видеть, сколь условны выделяемые зональные подразделения и постепенны «переливания» одного варианта ксеротермной растительности в другой.

Таким образом, статистический анализ топоклинов позволяет достаточно полно и объективно описать как высотнопоясные, так и широтно-зональные изменения растительности как континуума. Такие клинальные схемы изменения растительности несложно редуцировать на высотные пояса, широтные зоны и полосы разных порядков.

13.3. Территориальные единицы растительности

Типизация растительности для ее показа на картах на основе синтаксономии часто оказывается невозможной даже при самых крупных масштабах карт, так как интенсивность чередования сообществ разных синтаксонов в пространстве не всегда можно отобразить на топографической основе. Из этой ситуации возможны два выхода: выделение контуров по преобла-

дающему синтаксону и выделение комплексов (сочетаний, территориальных единиц, ценохоров) растительности.

Первый выход проще и оправдан тогда, когда действительно имеются преобладающие по площади синтаксоны, в которые сравнительно небольшими пятнами вкраплены синтаксоны-спутники. Однако такой подход чрезмерно упростит картину растительности, если в ограниченном пространстве чередуются несколько синтаксонов. В этом случае высокую информативность могут обеспечить только легенды, в основу которых положен принцип территориальных единиц растительности, т.е. «вторичная классификация».

При классификации территориальных единиц признаками становятся сообщества, представляющие определенные синтаксоны, а объектами – сочетания сообществ, организованные закономерностями строения ландшафтов. Такой вариант отражения растительности на картах тесно смыкается с ландшафтоведением и физической географией в широком смысле, а контуры карты становятся индикаторами ландшафтных единиц.

В отечественной НОР территориальные единицы принято называть *ценохорами* (в отличие от синтаксонов, называемых ценомерами). В развитии концепции ценохор в растительности четко просматриваются два основных подхода: теоретический анализ феномена (изучение природы и масштаба ценохор) и методический (методы типизации ценохор).

13.3.1. Природа и масштаб ценохор

Природа ценохор и их масштаб исследовались представителями отечественной НОР и были обобщены С.А.Грибовой и Т.И.Исаченко (1972).

По природе факторов, организующих ценохоры, предлагается различать три типа сочетаний растительных сообществ.

Экологические ряды – сочетания фитоценозов, упорядоченные вдоль комплексного градиента, опосредствованного в пространстве. Например, явления вертикальной зональности в горах, пояса растительности на аласах или аналогичных ландшафтах – ильменях в дельте Волги. Как в ландшафтах аласов, так и в ильменях, на дне котловины расположено озеро, и по склонам вверх изменяется увлажнение и засоление. Соответственно закономерно изменяется состав растительности от озера к возвышенным частям ландшафта.

Серии – это аналогичные упорядоченные вдоль пространственных градиентов сочетания фитоценозов при условии, что они являются фиксированными в пространстве стадиями сукцессии. Например, поясность растительности вдоль берега озера: при его

зарастании растения постепенно захватывают все большую часть водной поверхности, плавающие растения сменяют погруженные растения с плавающими листьями, им на смену приходят растения-амфибии (*Phragmites australis*, *Typha*), на смену растениям-амфибиям – виды р. *Carex* и т.д. Серией является и растительность речной поймы, где разные фитоценозы представляют разные стадии гологенеза (см. разд. 9.3.3). Таким образом, любая серия – это экологический ряд, но не любой экологический ряд – серия. Пояса растительности в горах, в котловинах аласов или ильменей не переходят друг в друга.

Комплексы – сочетания растительности, когда разные фитоценозы более или менее хаотически чередуются в пространстве, как, например, на степных участках чередуются пятна солонцовых почв с разной мощностью надсолонцового горизонта. Классический пример комплекса – чередование белопольничков (*Artemisia lerchiana*) и чернопольничков (*Artemisia pauciflora*) в Прикаспийской низменности, также связанное с микрорельефом и пятнистым распределением в почве солей. Комплексы формируются на склонах гор из-за чередования почв с разной мощностью и т.д.

По масштабу, т.е. по протяженности в пространстве, различаются четыре уровня ценохор:

микрочкомбинации – от нескольких метров до десятков метров (примеры: растительность карстовой воронки, смена растительности от вершины гривы к логу в речной пойме);

мезочкомбинации – от сотен метров до нескольких тысяч метров (примеры: растительность небольшой поймы, экологический ряд фитоценозов по побережью);

макрокомбинации – от единиц до десятков километров (примеры: растительность крупной поймы шириной более 3 км, растительность одной горы);

мегакомбинации – от десятков до сотен километров (примеры: растительность горной системы, растительность ландшафтно и климатически однородной территории).

Эти единицы уникальны и потому используются не в картировании, а в районировании растительности.

Сочетания растительности масштаба микрокомбинаций могут входить в состав мезочкомбинаций, мезочкомбинации – в состав макрокомбинаций и т.д.

Таким образом, система российских картографов хорошо отражала идею шкалирования, так как микрокомбинации соответствовали ценоценозному уровню, мезочкомбинации – ландшафтному, макрокомбинации – региональному в понимании В.В.Мазинга (1988).

13.3.2. Симфитосоциология

В России развитая теория выделения ценохор не была подкреплена строгой методикой. Ценохоры выделялись (и выделяются) чисто интуитивно, без использования системы ценомеров (ситуация, аналогичная попытке говорить фразы без должного знания слов). В связи с этим представляет немалый интерес направление центрально-европейской фитоценологии, получившее название симфитосоциологии и дающее достаточно строгую методику для преобразования системы ценомеров в систему ценохор.

Симфитосоциологи полностью использовали опыт, накопленный фитосоциологией, но заменяли описание пробной площади характеристикой профиля, проведенного через характерные урочища контура-ценохоры. Далее проводилась обработка, аналогичная установлению фитоценонов (см. приложение), но вместо геоботанических описаний в таблицу помещались описания профилей, а вместо видов – синтаксоны. Количественное участие в сложении ценохоры сообществ разных синтаксонов оценивается на глаз по пятибалльной шкале.

В ходе обработки таблицы выделяются группы сходных профилей, некое подобие фитоценонов – *сигметы*. Затем в ходе процедуры, аналогичной синтаксономическому анализу, устанавливаются ранги сигмет: *сигма-ассоциация* (Sigmetum), *сигма-субассоциация* (Subsigmetum), *сигма-союз* (Sigmion), *сигма-порядок* (Sigmetalia), *сигма-класс* (Sigmetea). Название дается по одному-двум (обычно доминирующим) синтаксонам, наиболее выражающим особенности сигметы.

После Р.Тюксена (1978), который предложил методику выделения территориальных единиц и их номенклатуру, этот раздел НОР практически не развивался, подходы симфитосоциологии оказались удобными лишь для составления региональных обзоров растительности и крупномасштабных карт ограниченных территорий.

В России достаточно последовательно принципы сигма-синтаксономии были использованы для типизации сложных пространственных структур типа экологических рядов в масштабе мезокомбинаций для аласов Центральной Якутии (Гоголева и др., 1987) и аналогичных ландшафтов ильменей в дельте Волги (Голуб, Чорбадзе, 1991). Ильмени – это котловины, часто с озерами, между буграми Бэра (формы рельефа – продукт древней деятельности воды и ветра).

В табл. 28 приведена синтетическая характеристика пяти сигма-ассоциаций, которые В.Б.Голуб объединил в один сигма-союз Kochieto prostratae-sigmion. Сигма-ассоциации представ-

ляют стадии развития растительности ильменей при их отделении от дельты Волги и ослаблении промывающего действия паводков. Это ведет к замещению высокопродуктивных зарослей тростника по бережьям озер низкопродуктивными сообществами солянок на месте высохшего озера.

Таблица 28

Характеристика сигмет урочищ западных подстепных ильменей (по В.Б.Голубу и Н.Б.Чорбадзе, 1991)

Диагностические синтаксоны	Порядковый номер сигмет				
	1	2	3	4	5
	Число обследованных урочищ				
	10	20	10	16	14
Д.с. Kochieto prostratae-sigmion					
Kochietum prostratae	IV ¹⁻³	V ¹⁻²	IV ¹⁻²	V ¹⁻²	V ¹⁻²
Anabasetum aphyllae	I	II	II		II
Д.с. Suaedo salsae-Halocnemeto-sigmatum					
Suaedo salsae-Halocnematum	V				
Limonietum suffruticosi	V				
Suaedo-Frankenietum	V				
Д.с. Suaedo-Phragmiteto-sigmatum					
Suaedo-Phragmitetum		V ¹⁻²			
Alchagio-Artemisietum santonicae		IV			
Д.с. Alismato-Salicornieto-sigmatum					
Alismato-Salicornietum			V ¹⁻²		II
Д.с. Phragmiteto communis-sigmatum					
Phragmitetum communis				V ²⁻²	I
Typhaetum angustifoliae				IV	
Phragmito-Typhaetum laxmanii				III	I
Д.с. Phalaroido-Scirpeto-sigmatum					
Phalaroido-Scirpetum					V
Lepidio-Cynodontetum					V
Cynancho-Artemisietum santonicae					IV
Bolboschoeno-Inuletum britannicae					III
Bolboschoeno-Glycyrrhizetum echinatae					III
Polygono-Aeluropetum pungentis					III
Salicetum albae					III

Окончание табл. 28

Диагностические синтаксоны	Порядковый номер сигмет				
	1	2	3	4	5
	Число обследованных урочищ				
	19	20	10	16	14
Прочие синтаксоны					
Suaedo-Petrosimonetium	V ¹⁻²	II	V ¹⁻²		II
Kalidictum foliati				IV	II
Plantagini-Puccinellietum giganteae		II			
Suaedo salsae-Salicornietum prostratae	II	IV ²	IV ²		
Elytrigio-Cynodontetum		II	III	V	
Salsoletum dendroides	I	I	II		IV
Elaeagnetum angustifoliae					III
Salicetum triandrae					II
Salsoletum australis	I	I	I		I
Tamaricetum ramosissimae	I	I		I	I
Suaedetum salsae			I		I

Примечание. Порядковые номера сигмет: 1 - Suaedo salsae-Halocnemeto-sigmatum, 2 - Suaedo-Phragmiteto-sigmatum, 3 - Alismato-Salicornieto-sigmatum, 4 - Phragmiteto communis-sigmatum, 5 - Phalaroido-Scirpeto-sigmatum. Римскими цифрами отражены классы постоянства синтаксонов, степенью - их количественная представленность (см. приложение).

Рисунки 21-23 позволяют лучше представить принцип выделения сигма-ассоциаций как отражение территориальных единиц растительности, соответствующих по масштабу мезокомбинациям и по природе - экологическим рядам.

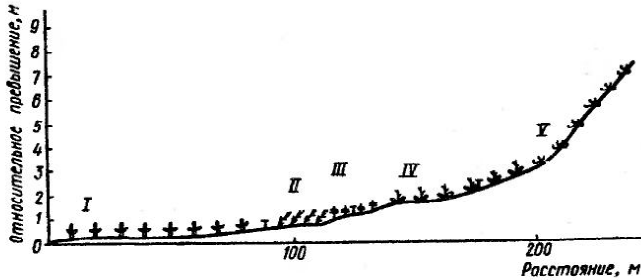


Рис. 21. Профиль через урочище со Suaedo-Phragmiteto-sigmatum (по Голуб, Чорбадзе, 1991): ассоциация I - Suaedo salsae-Salicornietum prostratae, II - Suaedo-Phragmitetum, III - Suaedo-Petrosimonetium, IV - Alchagio-Artemisietum santonicae, V - Kochietum prostratae

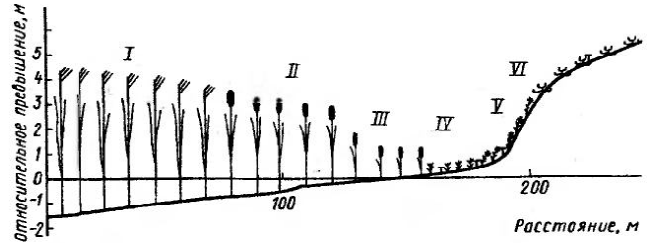


Рис. 22. Профиль через урочище с Phragmiteto communis-sigmatum (по Голуб, Чорбадзе, 1991): ассоциация I - Phragmitetum communis, II - Typhetum angustifoliae, III - Phragmito-Typhetum laxmannii, IV - Plantagini-Puccinellietum giganteae, V - Elytrigio repentis-Cynodontetum, VI - Kochietum prostratae

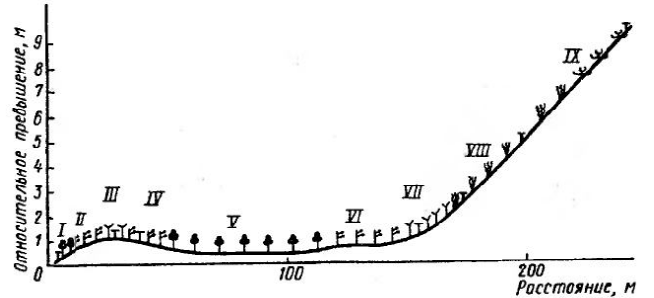


Рис. 23. Профиль через урочище с Phalaroido-Scirpeto-sigmatum (по Голуб, Чорбадзе, 1991): I, V - субассоциация Phalaroido-Scirpetum bolboschoenetosum; II, IV, VI - ассоциации Bolboschoeno-Glycyrrhizetum echinatae; III, VII - ассоциации Lepidio-Cynodontetum; VIII - ассоциация Salsoletum dendroidis; IX - ассоциация Kochietum prostratae

13.4. Районирование растительности

Сигма-синтаксономия может быть основой не только картографирования, но и районирования растительности. Эти вопросы столь специфичны, что мы ограничимся лишь самыми общими оценками подхода и подчеркнем принципиальное различие картографирования и районирования растительности.

При картировании ценохоры типизируются, в результате чего в основе карты лежит географический анализ закономерности

стей повторяемости растительности в сходных экологических и ландшафтных условиях, а при районировании выделяются единицы, каждая из которых уникальна, а их иерархия включает только субъединицы, расположенные рядом.

Таким образом, на карте сходные по растительности контуры могут быть разобщены в пространстве, а при районировании они всегда сближены.

При районировании растительности, поскольку за ее географическими закономерностями стоят экологические факторы, которые определяют и состав флоры, и характер почв, неизбежна конвергенция получаемых схем с другими вариантами районирования природных комплексов – рельефа, почв, климата, флоры, животного мира и т.д.

Крупным достижением отечественной НОР было *геоботаническое районирование растительности СССР*, опубликованное в 1947 г. (руководили этой работой академики В.Б.Сочава и Е.М.Лавренко). При этом была принята следующая иерархия: *район, округ, подпровинция, провинция, группа провинций, область*. Кроме того, для отражения широтных изменений растительности использовалась вперанговая единица – *геоботаническая полоса*.

В основу выделения этих единиц положены по преимуществу эколого-физиологические критерии, характеризующие распределение в пространстве типов растительности и формаций. При районировании горных территорий учитывался тип вертикальной поясности.

Геоботанический район и округ отражали в основном местное варьирование растительности, связанное с геоморфологическими и геологическими особенностями территории. Провинции и подпровинции составом растительности индицируют степень континентальности климата, а области – явления широтной смены типов растительности.

Впрочем, поскольку эти ранги выделяются по составу растительности, то указанная система отражения не довлеет над процессом районирования и некоторые области (например, северо-океанская луговая) простираются не по широте, а по меридиану. Недостаточная информативность критерия доминантов повлекла необходимость при наличии экологически пластичных доминантов выделять подпровинции и подобласти, а при формациях узкого диапазона – группы провинций.

Безранговые единицы – пояса (они используются для отражения зональных изменений в степной и таежной областях), выделяются в основном на флористической основе.

13.5. Бета-разнообразие

Бета-разнообразие – это экологическое разнообразие флоры определенной территории. Оно может быть измерено как ординационными методами через интенсивность изменений растительности на комплексных градиентах и их протяженность, так и числом синтаксонов.

Первый подход в отношении методики более безупречен, так как не дает возможностей проявиться субъективизму исследователей, неизбежному при классификации. Любым из ординационных подходов выявляются оси максимального варьирования (т.е. ведущие комплексные градиенты), а далее на них бета-разнообразие оценивается через число *полусмен* (Half Change, НС, Whittaker, Woodwell, 1973), т.е. отрезков градиента, на которых произошла замена половины видов.

На рис. 21 показана смена растительности Монголии от остепненных пустынь до северного варианта сухих степей. Использованные на схеме ботанико-географические подразделения – 6 градаций – как раз соответствуют интуитивно уловленным НС растительности, хотя авторы этого деления А.А.Юнатов, Е.М.Лавренко, З.В.Карамышева и др. не имели ни малейшего представления ни о показателе «бета-разнообразие», ни о НС.

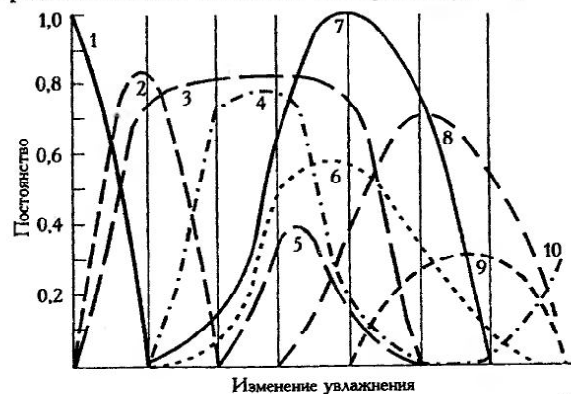


Рис. 24. Распределение некоторых видов аласов Центральной Якутии вдоль градиента увлажнения (по П. А. Гоголевой и др., 1987): 1 – *Psathyrostachys juncea*, 2 – *Stipa krylovii*, 3 – *Artemisia commutata*, 4 – *Galium verum*, 5 – *Dianthus versicolor*, 6 – *Hordeum brevisubulatum*, 7 – *Puccinellia tenuiflora*, 8 – *Alopecurus arundinaceus*, 9 – *Beckmannia syzigachne*, 10 – *Phragmites australis*

На рис. 24 показано изменение состава растительности в характерном для Центральной Якутии ландшафте – аласе вдоль градиента увлажнения (от сухого, прогреваемого в верхней части склона до берега озера). Хотя на рисунке приведена лишь часть видов (их общее число примерно в 4 раза больше), он хорошо показывает, как выделяются полусмены. От верхней части аласа к озеру фитоценозы сменяются почти 4 раза. В начале градиента расположены сухие степи из *Psathyrostachys junceus* и *Stipa krylovii*. Далее повышается постоянство *Festuca lenensis* и *Pulsatilla flavescens* – это пояс луговых степей. Ниже этого пояса располагаются засоленные луга с *Puccinellia tenuiflora* и *Hordeum brevisubulatum*, которые постепенно переходят во влажные луга с *Alopecurus arundinaceus*, *Beckmannia syzigachne* и *Caltha palustris*. По берегу озера расположен пояс прибрежно-водных растений – *Typha latifolia* и *Phragmites australis*.

Поскольку эта растительность представляет континуум и невозможно установить, где начинается и заканчивается каждый фитоценоз, то на рисунке вертикальными линиями континуум разбит на отрезки, соответствующие полусменам, с некоторой долей условности. При учете всего видового состава и количественной оценке сходства фитоценозов границы полусмен можно проводить достаточно формализованно. Для приведенного континуума фитоценозов бета-разнообразие составляет 7-8 НС.

Очевидное неудобство такого подхода к измерению бета-разнообразия заключается в том, что оно оценивается только на одном градиенте и оправдано только тогда, когда в растительности четко проявляется влияние одного главного комплексного градиента. Поэтому более универсальным является метод оценки бета-разнообразия через синтаксономическое разнообразие. В этом случае возможна (в зависимости от размеров территории и ее экологической контрастности) оценка на любом уровне – от высших единиц (классов) до низших (вариантов ассоциаций или фаций).

Бета-разнообразие всегда отражает гиперобъем местообитаний ландшафта. Для примера в табл. 29 приведены списки ассоциаций для трех совокупностей растительности Якутии, две из них – это два района поймы Лены с разным климатом и третья – аласы. Третья совокупность не представляет территориальной целостности, так как аласы – это комплексы травяной растительности площадью от нескольких сотен квадратных метров до нескольких квадратных километров, которые вкраплены в зональную растительность лиственничной тайги. Тем не менее изученная площадь была достаточна для выявления синтаксономического разнообразия.

Таблица 29
Представленность ассоциаций в двух геоботанических районах среднего течения реки Лены и в аласах (Mirkin et al., 1992)

Ассоциации	Районы поймы средней Лены		Аласы
	Лесо-степной	Степной	
<i>Thalictro-Hordeetum brevisubulati</i>	+	+	+
<i>Caltho palustris-Hordeetum brevisubulati</i>	+	+	+
<i>Glycerietum triflorae</i>	+	+	+
<i>Caricetum juncellae</i>	+	+	+
<i>Carici lithophilae-Juncetum compressii</i>	+	*	*
<i>Bromopsis inermis-Calamagrostietum langsdorffii</i>	+	*	*
<i>Cacalia hastatae-Calamagrostietum langsdorffii</i>	+	*	*
<i>Kobresietum filifoliae</i>	*	+	*
<i>Puccinellio tenuiflorae-Alopecuretum arundinacei</i>	*	+	*
<i>Anemonidio dichotomae-Calamagrostietum langsdorffii</i>	*	+	*
<i>Egusetetum fluviatilis</i>	*	+	*
<i>Caricetum aquatilis</i>	*	+	*
<i>Suaedetetum corniculatae</i>	*	+	*
<i>Artemisio jacuticae-Suaedetetum corniculatae</i>	*	+	*
<i>Pulsatilletum flavescens</i>	*	+	+
<i>Artemisio commutatae-Hordeetum brevisubulati</i>	*	+	+
<i>Puccinellietum tenuiflorae</i>	*	+	+
<i>Scolochloetum festucaceae</i>	*	+	+
<i>Psathyrostachetum juncellae</i>	*	*	+
<i>Stipetum krylovii</i>	*	*	+
<i>Carici duriusculae-Festucetum lenensis</i>	*	*	+
<i>Artemisio rupestris-Festucetum lenensis</i>	*	*	+
<i>Artemisio rupestris-Hordeetum brevisubulati</i>	*	*	+
<i>Polygono sibirici-Puccinellietum tenuiflorae</i>	*	*	+
<i>Alopecuretum arundinacei</i>	*	*	+
<i>Caricetum lithophilae</i>	*	*	+
<i>Scirpetum lacustris</i>	*	*	+
<i>Phragmitetum communis</i>	*	*	+
<i>Typhetum latifoliae</i>	*	*	+
<i>Sparganietum emersi</i>	*	*	+
<i>Hippuridetum vulgaris</i>	*	*	+
<i>Eleocharietum palustris</i>	*	*	+
<i>Butometum umbellaj</i>	*	*	+
<i>Senecionetum congeti</i>	*	*	+
<i>Caricetum vesicatae</i>	*	*	+
<i>Suaedo corniculatae-Puccinellietum tenuiflorae</i>	+	*	+
Число ассоциаций	8	15	26

Континуумы инфраценоотического уровня

Тип континуума	Характеристика	Направление редукции
Флористические		
Иерархический	Постепенное изменение флоры при увеличении площади учета	Территориальные ранги флор
Гамма-разнообразие	Непрерывное изменение общего видового богатства флор разного ранга	Типы флор по видовому богатству
Систематический состав	Непрерывное изменение систематического состава флор одного ранга	Типы флор по систематическому составу
Фитосоциологический состав	Непрерывное изменение фитосоциологических спектров флор одного ранга	Типы флор по фитосоциологическому спектру
Спектр географических элементов	Непрерывное изменение спектра географических элементов флор одного района	Типы флор по географическому спектру
Симфитосоциологические		
Топографический	Непрерывное изменение растительности под влиянием местных условий вдоль пространственных градиентов масштаба до нескольких километров	Сигметы
Региональный	Непрерывное изменение растительности под влиянием местных условий (высота над ур. м.), а также климата вдоль пространственных градиентов масштаба десятков и сотен километров	Геосигметы, биомы
Глобальный	Непрерывное изменение растительности вдоль пространственных градиентов широтной зональности и континентальности масштаба сотен и тысяч километров	Широтные области, системы широтных зон (сектора), территориальные комплексы масштаба геоботанических провинций
Бета-разнообразие на первых двух уровнях	Непрерывное изменение экологического пространства территориальных единиц	Типы ценохор по бета-разнообразию сообществ

Из табл.29 очевидно, что бета-разнообразие растительности этих совокупностей, отражаемое числом ассоциаций, меняется по ряду 8-15-26, так как экологическое пространство расширяется за счет удлинения осей увлажнения и засоления. На аласах появляются местообитания для степных сообществ и повышается разнообразие экотопов для прибрежно-водной растительности (сообщества настоящих плейстофитов не учитывались), а солончаки способствуют обогащению растительности специфическими сообществами солончаковой растительности.

ВЫВОДЫ

Изучение растительности на инфраценоотическом уровне стимулировалось развитием картографирования, так как карты растительности (ее «иконические модели») – важнейший результат научных исследований, облегчающий решение задач рационального природопользования и охраны растительности. Возможно шкалирование растительности, т.е. ее изучение в разных масштабах инфраценоотических уровней: ландшафтном, региональном и планетарном.

Пространственные закономерности растительности могут изучаться ординационными методами – при построении топоклинов вдоль осей высоты над уровнем моря или географической широты. Такие исследования дают ценную информацию о закономерностях изменения видового состава вдоль этих комплексных градиентов, однако неудобны для практического использования, как любые результаты ординации.

Для целей составления легенд к геоботаническим картам используются различные системы территориальных единиц, которые могут различаться по природе факторов, ассоциирующих разные сообщества в одно сочетание (различение экологических рядов, серий, комплексов), и по масштабу (выделение территориальных единиц рангов микро-, мезо-, макро- и мегакомбинаций).

Наиболее развитые методические подходы для установления типов сочетаний растительных сообществ разного масштаба разработаны в симфитосоциологии.

Глава 14

ОСНОВНЫЕ КONTИНУУМЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ИНФРАЦЕНОТИЧЕСКИХ УРОВНЕЙ

В табл. 30 показаны континуумы инфраценоотических уровней и основные подходы к их редукции до дискретных единиц, удобных для практического использования.

В таблице симфитосоциологические континуумы растительности рассмотрены на трех уровнях организации – топографическом, региональном и глобальном. Разумеется, эти уровни также являются результатом прагматической редукции и при необходимости могут быть детализированы на 5 и более масштабов вариации растительности.

Глава 15

ИСТОРИЯ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ НАУЧНЫХ ТРАДИЦИЙ НОР

15.1. Научные традиции в зарубежной НОР

15.1.1. Южно-европейская (франко-швейцарская) традиция

Традиция охватывает Францию, Италию и Испанию и ее формирование связано непосредственно с деятельностью Ж.Браун-Бланке. В 20–30-е годы к ней присоединились многие научные центры, до этого использовавшие иные принципы классификации (например, Скандинавия). Существенный вклад представители этой традиции внесли в теорию сукцессий (W.Ludi) и в развитие теории и методов картографирования растительности (P.Gossen).

В настоящее время эстафету развития подхода Браун-Бланке в значительной степени приняли представители немецкой традиции и скандинавские исследователи, а также россияне.

В своем «первичном ареале» традиция наиболее активна за пределами Франции – в Испании, где много внимания уделяется синтаксономическому разнообразию растительности (школа S.Rivas-Martinez), и в Италии (S.Pignatti). В рамках этой традиции в Испании развиваются математические методы анализа растительности, что сближает ее с английской традицией (Margalef, 1994; Pineda et al., 1994).

Во Франции сегодня можно говорить лишь об одном небольшом активно функционирующем научно-исследовательском институте в г. Бойлеуа, где работают супруги Г. и Ф. Жеу (G. и F.Gehu).

15.1.2. Немецкая традиция

Несмотря на глубокие корни, уходящие в начало прошлого столетия (ставшие классикой НОР исследования А.Гумбольда), эта традиция сегодня является по существу производной от южно-европейской, так как наиболее яркий представитель немецкой НОР в XX в. Р.Тюксен был прямым преемником Браун-Бланке и расширил ареал его использования до Японии, создал научный центр в Штольценгау (затем – в Рейнтельне), был организатором многочисленных симпозиумов по синтаксономии, синэкологии и основал главный библиографический журнал НОР «*Excerpta botanica*».

В рамках этой традиции большое внимание уделяется изучению среды, которая сопряжена с сообществами (H.Ellenberg), практическому использованию синтаксономии для луговодства (H.Ellenberg, E.Klapp) и картографирования (сигмасинтаксономии, т.е. выделению комплексов растительности, R.Tüxen).

Широкое развитие получают также исследования ареалов видов (H.Meusel) и связи растительности и климата (H.Walter), составление «Красных книг растительных сообществ» (Dierssen, 1983).

Представители немецкой традиции сыграли большую роль в «экспорте» метода Браун-Бланке на Американский континент (R.Klapp, E.Oberdorfer, P.Gutte, R.Schubert). Немецкая традиция обладает очень высоким научным потенциалом, однако по сей день в основном из-за языкового барьера отличается известной закрытостью. Достижения из других научных традиций (особенно англоязычной) используются весьма мало.

15.1.3. Англоязычная традиция

Традиция объединяет исследователей разных стран и континентов (США, Великобритания, Канада, Новая Зеландия, Австралия, ЮАР) с англоязычным прошлым и настоящим. Она обогатила НОР работами по изучению сукцессий и климакса (F.Clements, A.Tansley, R.Whittaker), по развитию теории и методов изучения континуума (J.Curtis, R.Whittaker, R.McIntosh, M.Austin), по количественной геоботанике (D.Goodall, P.Greig-Smith, E.Pielow, K.Kershaw, M.Hill), по популяционной биологии растений (J.Harper, J.Silvertown), по изучению механизмов сосуществования растений и биологического разнообразия (D.Tilman, R.Turkington, J.Parrish, F.Bazzaz, M.Palmer, P.Keddy, J.B.Wilson).

В начале века восприимчивость этой традиции к европейским идеям была особенно низкой. Однако сейчас положение изменилось, и англоязычные исследователи активно осваивают главное достояние европейской НОР – метод Браун-Бланке, причем если вначале он внедрялся уже указанными (в основном немецкими) «гастролерами» из Европы, то сегодня появились истинно англоязычные синтаксономисты высокого ранга в Канаде (J.Looman) и США (M.Walker).

Следует вспомнить о вкладе в развитие контактов американской и европейской науки Р.Уиттекера (Whittaker, 1962), который опубликовал беспрецедентно полный обзор состояния классификаций растительности в различных фитоценологических школах.

15.1.4. Прибалтийско-скандинавская традиция

Традиция имеет богатейшую историю с корнями в ботанико-географических работах К.Линнея и в активной деятельности автора первой глобальной экологически ориентированной сводки о растительности Е.Варминга, в оригинальной системе жизненных форм К.Раункиера, в работах блестящего лесного типолога первой половины нашего столетия А.Каяндера.

Наибольший расцвет традиции в XX в. отмечается в 20–30-е годы, когда ее центр – Уппсальскую школу – возглавил Г. дю Рие. Однако современный вклад этой традиции в развитие теории НОР сравнительно невелик, что компенсируется самым высоким уровнем исследований за счет использования подходов англоязычных и южно-европейских коллег.

На сегодняшний день здесь наиболее полно представлен весь «банк» идей и методов современной НОР, и потому неслучайно, что именно в Швеции выходит главный журнал Международной ассоциации науки о растительности (IAVS) «*Journal of Vegetation Science*» (JVS), редактором которого является Е. Ван дер Марель.

В своем выдающемся обзоре классификаций растительности Р. Уиттекер (Whittaker, 1962) выразил восхищение вкладом «малых народов Скандинавии и Балтии» в развитие теории экологии в целом. Спустя тридцать лет можно вновь повторить высокую оценку вклада этой традиции, которая сегодня занимает центральное положение в НОР.

15.2. Российская традиция

К этой традиции следует отнести также НОР Украины, Белоруссии и среднеазиатских республик. В странах Балтии (особенно в Эстонии) в период их пребывания в составе СССР сохранялись национальные особенности науки с их ориентацией на скандинавскую НОР. Рассмотрим историю и состояние российской традиции более подробно, подразделив ее историю на три периода.

15.2.1. Предыстория (до 1917 г.)

В этот период российская НОР обладала потенциалом, который не уступал европейской или американской науке. Более того, России принадлежал целый ряд приоритетов в НОР (Дохман, 1973; Трасс, 1976; Мазинг, 1991):

К.Бэр начал изучать первичные сукцессии на Новой Земле в первой половине прошлого столетия;

Ф.Тедман применил метод квадратов для учетов растительности почти на десять лет раньше шведских специалистов;

Н.С.Шипкин начал изучать сукцессии пастбищной дигрессии и зацеplения залежей;

К.Клаус первым стал составлять фенологические спектры сообществ и выполнил исследования о зависимости флористического богатства и площади;

А.Ф.Шренк и А.Ф.Миддендорф во второй половине прошлого столетия опубликовали прекрасные ботанико-географические очерки районов Сибири и Арктики;

И.К.Пачоский в 1891 г. предложил термин «фитосоциология», а в 1915 г. независимо от Ф.Клементса описал тот вариант автогенетической сукцессии, который затем получил название «модель благоприятствования»;

С.И.Коржинский, являясь по духу «фитосоциологом», т.е. считавший главным фактором организации сообщества отношения между растениями, стоял у истоков открытия «экологии экологов» и предупреждал об опасности уравнивания законов организации лесных и степных сообществ (в последних, по его мнению, фитосоциологические связи несравненно более слабые, чем в лесу).

К этому списку достижений отечественной НОР можно добавить использование Б.А.Келлером метода экологических рядов и блестящие ботанико-географические работы А.Н.Краснова, А.Н.Бекетова, Г.И.Танфильева, Н.И.Кузнецова.

В начале XX в. в российскую НОР пришли В.Н.Сукачев, А.П.Шенников, В.В.Алехин. В это же время началась активная научная деятельность

А.Г.Раменского — одного из самых ярких фитоценологов XX в. Кстати, когда Алехин писал о том, что российская фитоценология начала столетия по уровню превосходила западную (ему возражает в своей монографии Х.Х.Трасс, 1976), то у него были для этого все основания.

15.2.2. История (1917–1960 гг.)

В советский период до начала 30-х годов для развития НОР складывались самые благоприятные условия и ее научный потенциал продолжал нарастать. В силу традиций, заложенных еще Петром I и Екатериной II, российская наука отличалась высокой восприимчивостью к достижениям европейских коллег. В.Мазинг (Masing, 1991) считает, что московская школа В.В.Алехина, которая была ликвидирована в послевоенный период, сформировалась под влиянием идей ботаников уппсальской школы Г. Дю Ри.

Ситуация в российской НОР резко ухудшилась в 30-е годы, когда усилились нападки философов-марксистов и малограмотных биологов, подобных И.Презенту, на фитосоциологию и зарождающуюся экологию (Вайнер, 1991). В этот период прошли общетеоретические дискуссии с целью консолидации советской геоботаники в единую советскую геоботаническую школу на основе идей В.Н.Сукачева, который в эти годы (вначале вынужденно, а потом уже вполне последовательно) широко использовал риторику диалектического материализма.

Консолидация не была полной, так как Сукачев не оказывал давления на инакомыслящих, тем не менее в науку на долгие годы пришли представления о единой модели организации растительных сообществ («еловая догма», соответствовавшая модели организации фитоценозов бореальной тайги). Подобно тому, как устанавливались сльнико-кисличник или дубняк снытевый, стали выделять осотово-пшеничную и пырейно-костровую ассоциации, причем доминанты (даже слабо выраженные в пустынях или временные в посевах) стали подобно ели или дубу именовать эдификаторами.

Разумеется, изоляция от мировой НОР и «примитивное омарксивание» российской науки не могли не приносить негативных результатов. В опале постоянно находилось любое инакомыслие, включая и блестящие теоретические работы А.Г.Раменского. Тем не менее в этот период советская НОР достигла больших успехов:

под руководством Е.М.Лавренко и В.Б.Сочавы была составлена карта растительности масштаба 1:4 000 000 с очень содержательным пояснительным текстом в двух томах, которая получила самую высокую оценку зарубежных картографов растительности;

развивалось учение о жизненных формах и их наиболее дробных подразделениях — экобиоморфах (И.Г.Серебряков, Т.А.Серебрякова, В.Н.Голубев);

родилось ценопопуляционное онтогенетическое направление Т.А.Работнова и его многочисленных последователей;

начала свои беспрецедентные эксперименты по созданию искусственных ценозов из улучшенных селекцией видов пустынных растений Н.Т.Нечаева;

В.Н.Сукачев создал наиболее полную классификацию необратимых изменений растительного покрова;

проводились углубленные исследования растительности Арктики (В.Д.Александрова, Б.Н.Городков, Б.А.Тихомиров), степной зоны (Е.М.Лавренко, Е.И.Рачковская, З.В.Карамышева, А.А.Юнатов и др.), болот (Е.А.Галкина, М.А.Боч), пустынь (А.Е.Родин);

экспериментально исследовались взаимоотношения видов в лесных сообществах (В.Г.Карпов).

15.2.3. Современная НОР (после 1960 г.)

С 60-х годов в СССР начался процесс возвращения к международной науке, вначале при исследованиях синдинамики (Александрова, 1964) и использовании количественных подходов (Василевич, 1969, 1972) и позже – классификации методом Браун-Бланке (Александрова, 1969; «Классификация растительности СССР», 1986). Идеи Дж.Харпера во многом повлияли на развитие популяционной биологии растений (Злобин, 1989; Марков, 1990).

Начиная с 70-х годов, советские исследователи принимают значительное участие в создании серии «Руководство по изучению растительности» («Handbook...», 1973, 1985), которая издавалась в Голландии. В 90-е годы публикации российских ученых на английском языке, в особенности с изложением результатов классификации растительности по системе Браун-Бланке, становятся нормой.

ВЫВОДЫ

В современной НОР за счет развитой структуры системы обмена научной информацией идут активные интеграционные процессы – выработка единых подходов к исследованию растительности и разработка общей теоретической платформы. Тем не менее в НОР по сей день прослеживаются национально-территориальные традиции, которые отражают историю науки, национально-психологические особенности ученых, наличие все еще сохраняющихся языковых барьеров.

Если в начале столетия число научных школ в НОР превышало 100, то сегодня можно говорить лишь о пяти национально-территориальных традициях, формирующих «национально-концептуальный континуум»: южно-европейской (франко-швейцарской), немецкой, англоязычной, прибалтийско-скандинавской, российской.

Российская научная традиция обладает высоким научным потенциалом, раскрытие которого сдерживалось в период частичной изоляции от мировой науки. В настоящее время идет активный процесс вхождения представителей российской НОР в международное сообщество, что не замедлит сказаться на общем повышении авторитета российской науки.

ПРИЛОЖЕНИЕ

ОРГАНИЗАЦИЯ ПРАКТИКУМА ПО КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ МЕТОДОМ БРАУН-БЛАНКЕ

Как уже отмечалось, в НОР вопросы классификации имеют первостепенное значение. Классифицировать растительность и уметь дать компетентную характеристику растительности территории биостанции, городского лесопарка, окрестностей сельской школы и т.д. должен уметь каждый студент, прослушавший курс фитоценологии.

Предлагаемые материалы состоят из двух частей: общего описания метода классификации и ключа-определителя основных классов и порядков для средней полосы Европейской части России. Аналогичный ключ может быть составлен для более ограниченного региона, где проводится практика (например, окрестностей биостанции).

Уменьшив общее разнообразие классов, ключ можно довести до уровня союза или даже (если выполнены соответствующие исследования) ассоциации. Важно освоить сам принцип составления ключа и отбора признаков для диагностирования синтаксонов разного ранга, которые, несмотря на эколого-флористические принципы классификации методом Браун-Бланке, часто оказываются не флористическими, а физиономическими и эколого-топологическими, скоррелированными с флористическим составом.

Часть I

МЕТОДИКА ОПИСАНИЯ И КЛАССИФИКАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ МЕТОДОМ БРАУН-БЛАНКЕ

1.1. Рекогносцировка и аналитический этап классификации

Рекогносцировкой является первая экскурсия в природу, когда преподаватель рассказывает об основных единицах растительности и формирует у студентов представление об общем синтаксономическом разнообразии района, где проводится практика. Для этого руководителю практики нужно хорошо знать растительность и уметь так построить экскурсию, чтобы в ее ходе охватить все основные классы растительности.

Аналитический этап наиболее сложен, так как для выполнения геоботанических описаний студенты должны хорошо знать флору. Обучая технике геоботанических описаний, преподаватель должен объяснить важность полного выявления флористического состава на описываемой площадке. Любое растение, которое неизвестно студенту, должно быть взято в «справочный гербарий» для последующего определения.

Последовательность действий при выполнении геоботанического описания следующая.

Выбор места описания. Пробные площадки для геоботанических описаний закладываются в однородных (гомогенных) участках растительности, представляющих ранее намеченные в ходе рекогносцировки совокупности: опознаваемые на глаз варианты сухих и влажных лесов, лугов, участки пашни, рудеральные группировки и т.д. Описывать все подряд нецелесообразно, так как при этом усложняются последующие этапы классификации. Если ставится более простая задача научить студента делать описания и разнообразие описываемых сообществ ограничено, то можно описывать любой гомогенный участок растительности.

Выбор размера и формы описываемого участка растительности. Как правило, используются пробные площадки квадратной формы. Для лесов они имеют размер 20x40 м или 25x25 м, для лугов – 5x5 м или 10x10 м. Растительность, фитоценозы которой имеют меньшие размеры или представлены узкими полосами (прибрежно-водная растительность вдоль берега реки или озера, заросли рудеральных растений на буртах земли, вдоль заборов или между плитами покрытия городских площадей и т.д.), можно описывать без заложения пробных площадок в «естественных границах». Это может быть полоса прибрежно-водного сообщества длиной 10–15 м, однородное пятно рудеральной растительности, несколько «просветов» между плитами покрытия городской площади и т.д.

Следует стремиться к тому, чтобы описываемая площадь была не меньше минимального ареала, о котором говорилось в разд. 8.1.1. На практике при описании растительности, имеющей комплексный характер, приходится использовать площади и меньшего размера. Единственное требование, которое нельзя нарушать при определении размера участка, – требование гомогенности растительности. Описываемая площадка (или пятно растительности в естественных границах) должна быть однородна на глаз, т.е. расположена в однородном местообитании (это необязательно ровное место, но и участок склона, в пределах которого не произошло смены доминантов и существенного изменения флористического состава).

Составление описания. Геоботанические описания составляются на специальных бланках. Их можно выполнять и по определенной форме. Приведем два описания, сделанных профессиональным фитоценологом: влажного луга и хвойного леса в пойме на переувлажненной почве.

Каждое описание в качестве обязательных элементов содержит указание даты, автора, местоположения (топографической привязки) и местообитания. Для древесной растительности отдельно описываются ее ярусы и их подразделения. В приводимом примере автор описания разбил древесный ярус даже на четыре яруса-полога, подразделив подрост на крупный и мелкий.

Иногда при геоботаническом описании указывают высоту отдельных растений и фенологическое состояние видов, но это не обязательно. Важным параметром фитоценоза является покрытие – в сложном травостое покрытие указывается по ярусам, причем сумма покрытия за счет ярусного перекрытия может превышать 100 %.

В описаниях использована шкала обилия Браун-Бланке, которая имеет следующее содержание:

- г – вид чрезвычайно редок, покрытие незначительное;
- + – вид редок и имеет малое проективное покрытие;
- 1 – особей вида много, но покрытие невелико или особи разрежены, но покрытие большое;
- 2 – число особей вида велико, проективное покрытие 5–25%;
- 3 – число особей вида любое, проективное покрытие 25–50%;
- 4 – число особей вида любое, проективное покрытие 50–75%;
- 5 – число особей вида любое, проективное покрытие более 75%.

Пример описания травяного фитоценоза

№ описания: 94.

Автор описания: Григорьев И.Н.

Дата описания: 03.07.90.

Местоположение: Башкортостан, Краснокамский район, 6 км к югу от деревни Тарасово, правый берег Камы.

Местообитание: понижение между грив.

Почва: влажно-луговая слабо оглеенная.

Площадь описания: 100 м².

Проективное покрытие травяного яруса: 95%.

Проективное покрытие мохового яруса: 1%.

Средняя высота травяного яруса: 60 см.

Максимальная высота травяного яруса: 110 см.

Задернение: 25%.

Число видов: 56.

Список видов	Обилие	Список видов	Обилие
<i>Alopecurus pratensis</i>	3	<i>Ranunculus acris</i>	+
<i>Festuca pratensis</i>	2	<i>Ranunculus polyanthemus</i>	+
<i>Elytrigia repens</i>	1	<i>Symphytum officinale</i>	+
<i>Poa pratensis</i>	+	<i>Glechoma hederacea</i>	+
<i>Agrostis gigantea</i>	+	<i>Viola montana</i>	+
<i>Carex praecox</i>	1	<i>Leontodon autumnalis</i>	+
<i>Poa palustris</i>	+	<i>Phleum phleoides</i>	+
<i>Carex caespitosa</i>	1	<i>Iris sibirica</i>	2
<i>Eleocharis palustris</i>	1	<i>Eryngium planum</i>	2
<i>Sanguisorba officinalis</i>	1	<i>Equisetum pratense</i>	+
<i>Veronica longifolia</i>	+	<i>Thalictrum flavum</i>	+
<i>Allium angulosum</i>	+	<i>Calamagrostis epigeios</i>	2
<i>Rorippa brachicarpa</i>	+	<i>Lathyrus pratensis</i>	2
<i>Inula britannica</i>	1	<i>Mentha arvensis</i>	2
<i>Filipendula ulmaria</i>	+	<i>Taraxacum officinale</i>	+

Окончание таблицы

Список видов	Обилие	Список видов	Обилие
Peucedanum palustre	+	Potentilla anserina	+
Rumex acetosa	+	Galium album	2
Lysimachia nummularia	3	Veronica scutellata	+
Leucanthemum vulgare	2	Poa angustifolia	+
Inula hirta	+	Rosa majalis	2
Serratula coronata	+	Viola canina	+
Galium rubioides	+	Hieracium umbellatum	+
Rumex confertus	+	Plantago major	2
Vicia cracca	+	Prunella vulgaris	+
Lysimachia vulgaris	+	Sedum telephium	2
Cirsium setosum	+	Cenolophium fischeri	+
Trifolium vulgare	+	Galium septentrionale	+
Ranunculus auricomus	+	Phalaroides arundinacea	2

Пример описания лесного фитоценоза

№ описания: 1.

Автор описания: Григорьев И.Н.

Дата описания: 24.06.90.

Местоположение: Башкортостан, Краснокамский район, 1,5 км к востоку от деревни Николо-Березовка.

Местообитание: выровненный участок.

Почва: темно-серая лесная.

Площадь описания: 625 м².

Древесный ярус:

средняя высота 35 м, максимальная 40 м;
 средний диаметр ствола 40 см, максимальный 65 см;
 расстояние между стволами 5 м;
 проективное покрытие 60% (или полнота древостоя 0,6);
 формула древостоя 6С4Е.

Кустарниковый ярус:

проективное покрытие 10–15%;
 средняя высота 1,5–2 м.

Травяной ярус:

проективное покрытие 65%;
 средняя высота 20–30 см, максимальная 70 см.

Моховой ярус:

проективное покрытие 1–2%.

Число видов общее: 66.

Число древесных, кустарниковых и травяных видов% 56.

Число видов мхов: 10.

Список видов	Обилие			
	Древесный ярус			
	1-й	2-й	3-й	4-й (возобновление)
Pinus sylvestris	3	+	+	+
Picea abies	2	1	+	+
Abies sibirica			+	+
Quercus robur		+		+
Tilia cordata			+	+
Sorbus aucuparia			+	+
Ulmus laevis		2	+	+
Betula verrucosa			2	
Padus avium				+
Salix sp.		2		
Populus tremula	+			

Список видов	Обилие	Список видов	Обилие
Кустарниковый ярус			
Euonymus verrucosa	1	Rubus idaeus	+
Sambucus sibirica	+	Viburnum opulus	2
Lonicera xylosteum	+	Rosa glabrifolia	+
Daphne mezereum	2		
Травяной ярус			
Aegopodium podagraria	1	Moehringia trinerva	2
Oxalis acetosella	3	Solidago virgaurea	2
Equisetum pratense	2	Vaccinium myrtillus	2
Lathyrus vernus	+	Orthilia secunda	2
Rubus saxatilis	+	Betonica officinalis	2
Asarum europaeum	1	Viola selkirkii	2
Urtica dioica	+	Vicia sepium	2
Dryopteris filix-mas	+	Galium spurium	2
Pulmonaria mollissima	+	Fragaria vesca	2
Actaea spicata	+	Viola hirta	2
Polygonatum officinale	+	Campanula persicifolia	2
Lilium martagon	2	Calamagrostis arundinacea	+
Chelidonium majus	+	Pteridium aquilinum	+
Aconitum septentrionale	+	Carex rhizina	+

Окончание табл.

Список видов	Обилие	Список видов	Обилие
Paris quadrifolia	2	Adoxa maschatellina	2
Geum urbanum	+	Melica nutans	2
Vaccinium vitis-idaea	+	Milium effusum	2
Luzula pilosa	+	Geranium sylvaticum	2
Carex digitata	+	Dryopteris cartusiana	+
Моховый ярус			
Rhodobrium roseum	+	Brachythecium oedipodium	2
Pleurozium schreberi	2	Brachythecium salebrosum	2
Mnium pseudopunctatum	2	Mnium cuspidatum	2
Dicranum rugosum	2	Lophocolea heterophylla	2
Hypogimnia physodes	2	Drepanocladus uncinatus	2

1.2. Синтетический этап классификации

Синтетический этап включает следующие операции:

- 1) составление валовой неупорядоченной таблицы;
- 2) составление таблицы постоянства;
- 3) составление активной таблицы – выявление групп видов со сходным распределением по описаниям, объединение всех прочих видов в пассивную таблицу;
- 4) переупорядочение столбцов активной таблицы и установление фитоценозов; аналогичное переупорядочение пассивной таблицы;
- 5) определение постоянства видов в фитоценозах – составление парциальной синтетической таблицы;
- 6) объединение парциальных таблиц и синтаксономический анализ.

Несмотря на то, что в практике работы фитоценолога сегодня используется компьютер, авторы полагают, что для обучения студента лучше традиционно составлять фитоценологические таблицы, используя миллиметровую бумагу, ножницы и клей. Преимущество этого метода – возможность сохранить результаты всех операций обработки и затем проследить ход преобразований таблиц.

В качестве исходного материала для иллюстрации описываемых этапов использовано 19 полных геоботанических описаний на площадках 10×10 м², выполненных для луговой растительности Архангельского района Башкортостана (северная лесостепь, почвы от темно-серых лесных до луговых черноземовидных выщелоченных). Выбранный пример представляет совокупность, которая достаточно легко делится на типы. При работе с реальными геоботаническими объектами синтетический этап может быть более сложным.

Составление валовой неупорядоченной таблицы и таблицы постоянства

Операция составления таблиц столь же важна, что и установление предварительных типов во время рекогносцировочного этапа полевого обследования. Достаточно массовый материал (а обычно для характеристики небольшого, но разнообразного по растительности района выполняются сотни или даже несколько сотен описаний) не следует включать в одну таблицу. Удобнее последовательно обрабатывать несколько таблиц, стыкуя результаты обработки в единую синтетическую (синоптическую) таблицу во время заключительной таблице для одного акта обработки на синтетическом этапе предъявляются два требования:

1. Не следует включать в одну таблицу описания, которые очевидно (без обработки) отличаются по флористическому составу, например описания степей и влажных лугов, гликофитных лугов и солончаков, сбитых пастбищ и богато разнотравных сенокосов. Эколого-фитоценологический диапазон выборки описаний должен быть таким, чтобы видовой состав сменился полностью не более одного раза. При этом обычно во всей совокупности описаний присутствует группа сквозных видов из эвритопов широкого экологического диапазона. Нужно стремиться к тому, чтобы в одной таблице описания вдоль каждого из ведущих комплексных градиентов изменялись не более, чем на 2НС (НС – полусмен, см. § 13.5). Таким образом, до составления фитоценологических таблиц целесообразно «на глаз» разделить всю совокупность описаний на несколько бесспорно различающихся групп, последовательно сменяющих друг друга вдоль комплексных градиентов.

2. Не следует включать в одну таблицу более 70 описаний, поскольку таблицы большого объема неудобны для обработки. Если в таблице рекомендованного выше эколого-фитоценологического диапазона слишком много описаний, то ее можно разделить на части по географическому принципу и отдельно обрабатывать описания двух районов. В этом случае таблицы будут не «последовательными» (т.е. представляющими описания совокупностей, сменяющих друг друга в экологических рядах), а «параллельными». Если результаты обработки таких «параллельных» таблиц будут идентичными, то выделенные группы описаний можно объединить на заключительной стадии обработки (так же поступают со сходными группами описаний из «последовательных» таблиц, поскольку возможно формирование таких групп в смежных по положению в экологическом ряду таблицах). Если же у выделенных групп описаний будут выявлены какие-то различия, то параллельная обработка позволит на синтаксономическом этапе выделить географические варианты.

Валовая неупорядоченная таблица – это матрица значений обилия видов в фитоценозах, строки которой соответствуют видам, а столбцы – геоботаническим описаниям. В отечественной литературе такую таблицу традиционно называют *сводным списком*. Эта таблица является исходной для обработки, и в зависимости от того, как она составлена, обработка будет более сложной или более простой.

Таблицу удобно составлять на миллиметровой бумаге с размером строки и столбца 1 см. При составлении этой таблицы используют эвристическую информацию, накопленную к моменту обработки, т.е. данные об экологии видов и фитоценозов, приобретенные на аналитическом этапе, при работе в смежных районах или при изучении литературы. Если фитоценолог знает растительность очень хорошо, то он может составить исходную таблицу так, что дальнейшая обработка сведется к минимуму. Такой исследователь обычно уже в поле при рекогносцировке и на аналитическом этапе намечает фитоценозы и в ходе табличной обработки только выбраковывает описания, отклоняющиеся от типичного.

Все описания следует по возможности упорядочить вдоль экологического фактора, который является ведущим для данной растительности. В приводимом примере описания с самого начала были упорядочены по нарастанию сухости. В ходе обработки этот предварительный порядок пришлось уточнить, но он значительно облегчил установление диагностических групп видов, а затем и фитоценозов.

Если комплексных градиентов несколько, например, растительность изменяется в результате изменения увлажнения и засоления, внутри группы «влажных» описаний нужно сгруппировать описания на почвах сходного засоления (например, описания пресных, слабосоленчаковых и сильносоленчаковых почв). Аналогично целесообразно предварительно сгруппировать и виды со сходной экологией. Если эвристическая информация отсутствует или незначительна, порядок расположения описаний и видов может быть более или менее случайным.

Задачей дальнейшей обработки является параллельное упорядочение строк и столбцов (в количественной геоботанике это называется RQ-методом) и в итоге – диагонализация составленной таблицы. Строкам (видам) и столбцам (описаниям) нужно придать такой порядок, чтобы рядом оказались сходные по экологии виды и сходные по видовому составу описания. В таблице должна просматриваться диагональ из групп клеток, соответствующих встрече групп близких по экологии видов в группах фитоценозов сходных местообитаний, причем и те и другие упорядочены вдоль ведущего комплексного градиента.

Поскольку принцип составления валовой неупорядоченной таблицы достаточно понятен, то мы сочли возможным сразу привести готовую таблицу постоянства (табл. III).

Таблица постоянства составляется следующим образом: вначале рассчитывается постоянство каждого вида в описаниях таблицы, а затем строки таблицы переставляются в нужном порядке.

Цель этой таблицы – предварительно выявить дифференцирующие виды. Поскольку таковыми не могут быть виды, встречающиеся во всех или почти во всех описаниях или, напротив, в малом числе описаний, то дифференцирующие виды следует искать среди видов среднего постоянства. В практике флористической классификации для разделения видов по постоянству на три группы приняты следующие пороги: более 60% – высокого постоянства, 60–20% – среднего (для удобства дальнейшей обработки ленть-строки этой группы можно не склеивать), менее

Таблица III

Таблица постоянства видов (С – постоянство)

Номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	С
	I. Группа видов высокого постоянства																			
Lotus corniculatus	+	1	2	2	3	+	1	3	2	+	+	+	+	+	2	+	3	г	+	100
Fragaria viridis	г	4	г	г	+	+	1	2	+	2	+	3	+	1	3	2	2	2	3	95
Achillea millefolium	+	г	г	2	+	1	+	1	3	+	+	+	1	1	+	+	+	+	+	84
Cichorium intybus	г	+	+	+	+	+	+	+	+	+	г	г	г	+	+	г	г	г	г	79
Galium mollugo	+	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	1	1	+	г	г	г	79
Potentilla impolita	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	74
Agrimonia eupatoria	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	68
Festuca pratensis	2	2	1	2	1	2	3	+	+	+	+	2	+	2	2	г	г	г	г	63
Taraxacum officinale	+	+	1	1	+	+	+	+	+	+	г	г	г	г	г	г	г	г	г	63
Agrostis tenuis	2	1	2	1	2	1	1	2	+	+	+	+	2	2	2	г	г	г	г	58
Vicia cracca	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	58
Plantago media	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	58
Geum urbanum	+	+	+	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	58
Artemisia absinthium	+	+	+	+	+	+	+	+	+	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	58
Carduus acanthoides	+	1	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	58
Trifolium pratense	+	1	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	1	1	г	г	г	г	53
Poa angustifolia	г	1	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	53

Номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	С
<i>Elytrigia repens</i>		+	+	+			2	+	+				+				+	+	r	53
<i>Convolvulus arvensis</i>		+	+	r	r	+				+			+			+	r	r		53
<i>Dactylis glomerata</i>	+	+		2	+	1		+			1		1	+						47
<i>Plantago lanceolata</i>	r			+	+	+	+						+	+				r	+	47
<i>Trifolium repens</i>	r		r		+	1	+		+					r				r	+	47
<i>Pimpinella saxifraga</i>	+						+	1	r		+			1		+	+		+	47
<i>Veronica chamaedrys</i>		+			+	+		+	+		+	r	+	+						47
<i>Berteroa incana</i>								+	+	+	+	+			+	+	1	+		47
<i>Picris hieracioides</i>	r	+			+	+	+				+			+	+		r			47
<i>Inula britannica</i>			+		+			r	r			r			+	r		+	r	47
<i>Origanum vulgare</i>			+				+	+		+	+				+	+		r	+	47
<i>Linaria vulgaris</i>	r		1	r	r	r	2	+			+		+							47
<i>Phleum pratense</i>	+	1	r	2	+	+							+	2						42
<i>Poa pratensis</i>	+			2		+		2	+				+	1					+	42
<i>Prunella vulgaris</i>	+	+		+		1	+		+				1	1						42
<i>Alchemilla vulgaris</i>	r	+		+	+	+			r				+	r						42
<i>Salvia verticillata</i>										+		2			1	3	+	1	r	37
<i>Leucanthemum vulgare</i>	r	+		+	+	+							1	1						37
<i>Stellaria graminea</i>		r		+		r			r				+	1				r		37
<i>Lathyrus pratensis</i>	+	+			+								+	+	r				+	37
<i>Cynoglossum officinale</i>			+				+	r	r		r							r	+	37

<i>Verbascum nigrum</i>							+	+		+	r				+		r		+	37
<i>Cirsium setosum</i>	r	+		r							r		r		+					37
<i>Glechoma hederacea</i>	+			+		r		+			+		+	+						37
<i>Ranunculus polyanthemos</i>	+	+			+	r					r		+	+						37
<i>Echium vulgare</i>										r		+				+	1	r	+	32
<i>Leontodon autumnalis</i>	r	+		r	+	+							+							32
<i>Carum carvi</i>	r	+		1				+			+		+							32
<i>Euphorbia waldsteinii</i>		+			r	r		+					+				r			32
<i>Rhinanthus minor</i>	+	+			+	1							+	1						32
<i>Trifolium medium</i>	r		r		+						+			r					+	32
<i>Trifolium hybridum</i>		+		+	+	+							+	1						32
<i>Plantago major</i>	+			+	r	+							+							26
<i>Oberna behen</i>	r				+	r		r			+									26
<i>Dianthus deltoides</i>	r	r			+								+	+						26
<i>Filipendula ulmaria</i>	r	r		r		r								r						26
<i>Deschampsia cespitosa</i>	r	+		2		+							r							26
<i>Ranunculus acris</i>		+		+		r							+	+						26
<i>Clinopodium vulgare</i>							+		r	+	r				r					26
<i>Calamagrostis epigeios</i>		r	r							3					4				+	26
<i>Barbarea arcuata</i>				+		r							+	+						21
<i>Rumex acetosa</i>		+			+	r								+						21
<i>Hypericum perforatum</i>		+			+	+							+							21

Номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	С
<i>Lappula squarrosa</i>								+								r	r	+		21
<i>Chenopodium album</i>											+				r		r	r		21
<i>Betonica officinalis</i>	r	+			r								+							21
<i>Rumex acetosella</i>	+				+								+	r						21
<i>Veronica teucrium</i>	r							+					+	+						21
<i>Myosotis arvensis</i>	r					r							+					r		21
<i>Primula macrocalyx</i>		+									1		r	r						21
<i>Tussilago farfara</i>					+						r	r	+							21
III. Группа видов низкого постоянства (ниже 20%)																				
<i>Trifolium montanum</i>	r				+									r						16
<i>Centaurea jacea</i>	+	+		r																16
<i>Agrostis gigantea</i>						1							+	1						16
<i>Bromopsis inermis</i>				+										+					+	16
<i>Viola tricolor</i>	+				+									+						16
<i>Lactuca tatarica</i>										+	+	r								16
<i>Geranium pratense</i>		+		+											+					16
<i>Knautia arvensis</i>						+								+	+					16
<i>Rumex confertus</i>		+				+									r					16
<i>Carex contigua</i>		+												+	+					16
<i>Potentilla intermedia</i>		r				r								1						16
<i>Erigeron acris</i>									r					r					+	16

<i>Pastinaca sylvestris</i>					r							+				+				16	
<i>Medicago lupulina</i>											r						+	r		16	
<i>Consolida regalis</i>									+		r					+				16	
<i>Acinos arvensis</i>							r											r	+	16	
<i>Carex praecox</i>				+												+			3	16	
<i>Arenaria serpyllifolia</i>									+								r	r		16	
<i>Silene noctiflora</i>								r								r		r		16	
<i>Carex leporina</i>		+												+						11	
<i>Tanacetum vulgare</i>							r								r					11	
<i>Fallopia convolvulus</i>													+						r	11	
<i>Melandrium album</i>										+			+							11	
<i>Sedum telephium</i>					r										r					11	
<i>Potentilla anserina</i>				+	r															11	
<i>Euphrasia vernalis</i>					+									+						11	
<i>Centaurea stenolepis</i>						r									r					11	
<i>Geranium sibiricum</i>								+								+				11	
<i>Saponaria officinalis</i>													r			+				11	
<i>Galeopsis ladanum</i>			+																r	11	
<i>Pteridium aquilinum</i>																			3	+	11
<i>Campanula persicifolia</i>														r	r					11	
<i>Chaerophyllum prescottii</i>														r	+					11	
<i>Angelica sylvestris</i>														r						5	
<i>Agrostis stolonifera</i>	r																			5	

Номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	С
<i>Carex pallescens</i>		+																		5
<i>Bunias orientalis</i>						г														5
<i>Vicia sepium</i>		+																		5
<i>Phragmites australis</i>						+														5
<i>Rumex crispus</i>													+							5
<i>Galium boreale</i>														1						5
<i>Nonea pulla</i>																г				5
<i>Dracocephalum uniflorum</i>																		г		5
<i>Cerastium arvense</i>							+													5
<i>Aegopodium podagraria</i>											+									5
<i>Carduus nutans</i>							+													5
<i>Lamium album</i>											г									5
<i>Trifolium arvense</i>							+													5
<i>Vicia tenuifolia</i>											г									5
<i>Viola pumila</i>											+									5
<i>Anthemis tinctoria</i>																			+	5
<i>Digitalis grandiflora</i>																			+	5
<i>Echinops sphaerocephala</i>														г						5
<i>Erysimum hieracifolium</i>																г				5
<i>Geranium sylvaticum</i>																			г	5
<i>Falcaria vulgaris</i>																				5

<i>Leonurus quenquelobatus</i>										г										5
<i>Melilotus albus</i>														+						5
<i>Melilotus officinalis</i>																	г			5
<i>Plantago major</i>										г										5
<i>Seseli libanotis</i>														+						5
<i>Stachys arvensis</i>																		1		5
<i>Thymus sp.</i>															+					5
<i>Ulmus glabra</i>										+										5
<i>Urtica dioica</i>																			+	5
<i>Phlomis tuberosa</i>																			+	5
<i>Arctium lappa</i>				г																5
<i>Arctium tomentosum</i>		г																		5
<i>Bupleurum longifolium</i>														+						5
<i>Campanula glomerata</i>	г																			5
<i>Galeopsis speciosa</i>	г																			5
<i>Hieracium ambiguum</i>														+						5
<i>Heracleum sibiricum</i>														+						5
<i>Lathyrus sylvestris</i>														г						5
<i>Lysimachia vulgaris</i>						г														5
<i>Melampyrum cristatum</i>	г																			5
<i>Phleum phleoides</i>															+					5
<i>Polemonium caeruleum</i>															г					5
<i>Viola hirta</i>														+						5

20% – низкого. К этим порогам нужно относиться с большой осторожностью. В таблицах с малым числом описаний иногда целесообразно поднять верхний порог до 70–80%, при большом числе описаний нижний порог сместить до 10%. При установлении порога может учитываться и видовое богатство фитоценозов. При флористически богатых фитоценозах (больше 40 видов в одном описании) границы группы видов среднего постоянства могут быть более узкими, так как в этом случае шансы набрать достаточное количество дифференцирующих видов всегда велики. В нашем примере принят 20%-ный нижний порог видов среднего постоянства.

Разделение таблицы постоянства на активную и пассивную

При этой операции единая таблица делится на две части: 1) виды среднего постоянства, включающие «претендентов» на роль дифференцирующих видов, на основании которых группируются описания, и 2) прочие виды (с высоким и низким постоянством), среди которых заведомо нет «претендентов», и потому на данном этапе эта часть таблицы не участвует в классификации.

Среднее постоянство вида само по себе еще не является показателем его дифференцирующей роли. Дифференцирующими могут быть лишь те виды, которые своим присутствием отражают экологические различия фитоценозов в таблице. Чтобы выявить их, поочередно сопоставляют строки (ленты) видов средней встречаемости друг с другом, выделяя в активную таблицу группы видов со сходным распределением. Те виды (ленты), которые не попали в группы, вместе с видами высокого и низкого постоянства образуют пассивную таблицу.

На этом этапе особенно важна интуиция исследователя, которая опирается на его знание растительности, а точнее – экологии видов. Опытный исследователь интуитивно ищет вид – «центр кристаллизации» или несколько таких видов в соответствии с ожидаемым числом групп дифференцирующих видов, например вид самой ксерофитной или самой гигрофитной ориентации, наиболее выраженный галофит, ацидофил, дигрессионный (устойчивый к выпасу) вид и т.д. Под эти «центры» подбираются виды, которые имеют сходное с видами-«центрами» распределение по описаниям, или, напротив, отталкиваются от них (т.е. встречаются в тех описаниях, где нет видов-«центров»). Ленты видов, которые не показали четкого положительного или отрицательного отношения к «центрам», относятся к пассивной таблице. Если исследователь не уверен, что «центры» им выбраны удачно, он может повторить попытку, выбрав другие «центры».

Для ускорения обработки преподаватель, который знает ее будущие результаты, может указать студентам «центры кристаллизации» и тем самым облегчить их работу. Таким образом, внутреннюю интуицию, которой, в отличие от опытного фитоценолога, студент не обладает, преподаватель заменяет дополнительной информацией об экологии видов и фитоценозов.

Таблица П 2

Выделение диагностических видов из видов среднего постоянства

Виды	Номер описания																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
<i>Agrimonia eupatoria</i>																				
<i>Festuca pratensis</i>																				
<i>Agrostis tenuis</i>																				
<i>Vicia cracca</i>																				
<i>Plantago media</i>																				
<i>Artemisia absinthium</i>																				
<i>Carduus acanthoides</i>																				
<i>Trifolium pratense</i>																				
<i>Dactylis glomerata</i>																				
<i>Plantago lanceolata</i>																				
<i>Veronica chamaedrys</i>																				
<i>Berteroa incana</i>																				
<i>Inula britannica</i>																				
<i>Origanum vulgare</i>																				
<i>Linaria vulgaris</i>																				
<i>Phleum pratense</i>																				
<i>Poa pratensis</i>																				
<i>Prunella vulgaris</i>																				

Виды	Номер описания																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
<i>Alchemilla vulgaris</i>	r	+		+	+	+			r				+	r						
<i>Salvia verticillata</i>										+		2				1	3	+	1	r
<i>Leucanthemum vulgare</i>	r	+		+	+	+							1	1						
<i>Stellaria graminea</i>		r		+		r			r				+	1					r	
<i>Lactuca pratensis</i>	+	+			+								+	+	r				+	
<i>Cynoglossum officinale</i>			+				+	r	r		r							r	+	
<i>Verbascum nigrum</i>							+	+		+	r					+		r	+	
<i>Glechoma hederacea</i>	+			+		r		+			+		+	+						
<i>Ranunculus polyanthemos</i>	+	+			+	r					r		+	+						
<i>Echium vulgare</i>										r		+					+	1	r	+
<i>Leontodon autumnalis</i>	r	+		r	+	+							+							
<i>Euphorbia waldsteinii</i>		+			r	r			+				+					r		
<i>Rhinantus minor</i>	+	+			+	1							+	1						
<i>Trifolium hybridum</i>		+		+	+	+							+	1						
<i>Plantago major</i>	+			+	r	+							+							
<i>Dianthus deltoides</i>	r	r			+													+	+	
<i>Filipendula ulmaria</i>	r	r		r		r													r	
<i>Deschampsia cespitosa</i>	r	+		2		+							r							
<i>Ranunculus acris</i>	+		+		r								+	+						
<i>Clinopodium vulgare</i>							+			r	+	r			r					

	Пассивная часть																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
<i>Taraxacum officinale</i>	+	+		1	1	+	+	+	+			r		+			+	r	
<i>Geum urbanum</i>		+		r	r	r			r	r	r		+	+	r				r
<i>Poa agustifolia</i>			1		2		1			r	+	+		+		+	2	1	
<i>Elytrigia repens</i>		+	+	+			2	+	+				+				+	+	r
<i>Convolvulus arvensis</i>		+	+	r	r	+				+			+			+	r	r	+
<i>Trifolium repens</i>	r		r		+	1	+	+					r					r	+
<i>Pimpinella saxifraga</i>	+					+	1	r		+			1		+	+		+	
<i>Picris hieracioides</i>	r	+			+	+	+			+			+	+			r		
<i>Cirsium setosum</i>	r	+		r				r		r		r		+					
<i>Carum carvi</i>	r	+		1				+		+		+							
<i>Trifolium medium</i>	r		r		+						+		r						+
<i>Oberna behen</i>	r				+	r		r			+								
<i>Calamagrostis epigeios</i>		r	r								3				4				+
<i>Barbarea arcuata</i>				+		r							+	+					
<i>Rumex acetosa</i>		+			+	r							+						
<i>Hypericum perforatum</i>		+			+	+							+						
<i>Lappula squarrosa</i>									+							r	r	+	
<i>Chenopodium album</i>												+			r		r	r	
<i>Betonica officinalis</i>	r	+			r								+						
<i>Rumex acetosa</i>	+				+								+	r					
<i>Veronica teucrium</i>	r												+	+					
<i>Myosotis arvensis</i>	r					r							+					r	
<i>Primula macrocalyx</i>		+										1		r	r				
<i>Tussilago farfara</i>												r	r	+					

Активная таблица после упорядочения строк и определения фитоценонов по спектру диагностических видов

Виды	Номер описания																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Группа А																			
<i>Phleum pratense</i>	+	1	r	2	+	+							+	2					
<i>Dactylis glomerata</i>	+	+		2	+	1	+						1	+					
<i>Trifolium pratense</i>	+	1	r	1	1				r				1	1					
<i>Alchemilla vulgaris</i>	r	+		+	+	+			r				+	r		r			
<i>Leucanthemum vulgare</i>	r	+		+	+	+							1	1					
<i>Leontodon autumnalis</i>	r	+		r	+	+			1				+						
<i>Rhinanthus minor</i>	+	+			+	1							+	1					
<i>Trifolium hybridum</i>		+		+	+	+							+	1					
<i>Plantago lanceolata</i>	r			+	+	+	+						+	+				r	+
<i>Plantago major</i>	+			+	r	+			1				+						
<i>Dianthus deltoides</i>	r	r			+								+	+					
<i>Filipendula ulmaria</i>	r	r		r		r								r					
<i>Deschampsia cespitosa</i>	r	+		2		+							r						
<i>Ranunculus acris</i>		+		+		r							+	+					
<i>Poa pratensis</i>	+			2		+		2	+				+	1					+
<i>Prunella vulgaris</i>	+	+		+		1	+		+				1	1					
<i>Ranunculus polyanthemus</i>	+	+			+	r							+	+					
<i>Stellaria graminea</i>		r		+		r			r				+	1				r	
<i>Lathyrus pratensis</i>	+	+			+								+	+	r				+

Группа В																			
<i>Festuca pratensis</i>	2	2	1	2	1	2		3	+		+		2	2		r			
<i>Agrostis tenuis</i>	2	1	2	1	2	1	1		2		+		2	2					
<i>Vicia cracca</i>	+	+	+	1	+	+	+	+					+	+	+				
<i>Veronica chamaedrys</i>		+			+	+		+	+		+	r	+	+					
<i>Linaria vulgaris</i>	r		1	r	r	r	1	+			+		+						
<i>Plantago media</i>		r	r		1	+	+	+	2		+			+			2		+
<i>Glechoma hederacea</i>				+		r	+				+		+	+					
Группа С																			
<i>Cynoglossum officinale</i>			+				+	r	r		r					r			+
<i>Origanum vulgare</i>			+				+	+		+	+				+	+		r	+
<i>Agrimonia eupatoria</i>			r				+	+	r	+	+	2	+		+	+	r	+	+
<i>Artemisia absinthium</i>			+				+	+	r	+	1	r			+	2	+		r
<i>Berteroa incana</i>								+	+	+	+	+			+	+	1		+
<i>Carduus acanthoides</i>								+	+	1	r	+		+	r	+	+	r	+
<i>Verbascum nigrum</i>							+	+		+	r				+		r		+
<i>Clinopodium vulgare</i>							+			r	+	r			r				
Группа D																			
<i>Salvia verticillata</i>										+		2			1	3	+	1	r
<i>Echium vulgare</i>										r		+				+	1	r	+
Диагностический спектр фитоценона	A B	A B	B C	A B	A B	A B	B C	B C	A B C	C D	B C	C D	A B	A B	C D	C D	C D	C D	C D

Табл. П2, включающая виды среднего постоянства, разделена на активную часть – виды, играющие диагностическую роль и в дальнейшем используемые для группирования описаний в фитоценоны, и пассивную, где сконцентрированы виды с более или менее индифферентным распределением по описаниям. В пассивную часть таблицы включают также виды высокого и низкого постоянства, не играющие роли при группировании описаний в фитоценоны. В активной части рамками показано распределение видов по описаниям, что позволяет видеть результаты упорядочения строк. Разместив рядом строки со сходным положением рамок, можно легко получить результат переупорядочения строк, показанный в табл. П3.

В рассматриваемом примере разделение видов на группы достаточно сложное. Наряду с непересекающимися группами сухолюбивых («центр кристаллизации» – *Salvia verticillata*) и луговых видов нормального увлажнения («центр кристаллизации» – *Phleum pratense*), имеются две группы с пересекающимися диапазонами. Одна из них объединяет виды, тяготеющие к «увлажненной» части таблицы («центр кристаллизации» – *Festuca pratensis*), а другая – к ее «сухой» части («центр кристаллизации» – *Origanum vulgare*). Виды этих групп в значительном числе описаний встречаются совместно.

В табл. П3 приведены результаты переупорядочения строк в активной таблице, и потому характер распределения видов, выбранных в качестве дифференцирующих фитоценоны, более нагляден. Результаты объединения видов в пассивную таблицу мы не приводим, так как они вполне очевидны: в нее входят виды высокого и низкого постоянства и часть видов среднего постоянства из табл. П2.

Следует помнить, что активную и пассивную таблицы необходимо сопроводить соответствующей «шапкой» с нумерацией описаний. Иначе при переупорядочении столбцов на следующем этапе нет гарантии, что будет восстановлена целостность описаний и каждой колонке активной таблицы будет соответствовать своя колонка пассивной таблицы.

Выделение фитоценонов (переупорядочение столбцов)

Итак, в результате предыдущего этапа получены две таблицы: сравнительно небольшая активная таблица диагностических (дифференцирующих) видов и большая пассивная таблица, в которую входят остальные виды, распределенные по обрабатываемым описаниям более или менее равномерно или случайно.

Задачей этого этапа является группирование описаний (столбцов) по сходству флористического состава в безранговые типы, которые называются фитоценонами. При этом, поскольку виды большой (пассивной) таблицы распределены более или менее равномерно, то для группирования описаний достаточно обеспечить однородность их групп по спектру диагностических видов, блоки которых обозначены буквами А, В, С, D. Нетрудно видеть, что по спектру диагностических блоков все описания сгруппировались в четыре фитоценона:

АВ – 1, 2, 4, 5, 6, 13, 14;

ВС – 3, 7, 8, 1;

CD – 10, 12, 15, 16, 17, 18, 19;

ABC – 9.

Поскольку фитоценон со спектром ABC представлен всего одним описанием, его следует исключить из обработки как «смесь». Наш пример – учебный, и потому выбраковка ограничена одним описанием. В практической работе она проводится несравненно чаще.

В целом, чем больше описаний в таблице, тем жестче они выбраковываются, а чем жестче проведена выбраковка, тем лучше классификация. Х.Элленберг предлагает выбраковывать до 60% описаний. Практика показывает, что обычно вполне достаточно выбраковать 20–30% описаний, чтобы выделить из континуума растительности более или менее дискретные типы (фитоценоны).

Теперь, когда решен вопрос о количестве фитоценонов и тех описаний, которые к ним относятся, следует вновь перекомпоновать таблицу, но уже не по строкам, а по столбцам и разместить рядом описания, представляющие один и тот же фитоценон.

Поскольку у нас имеются две таблицы – активная и пассивная, то вначале переупорядочиваются столбцы первой (табл. П4), а затем в том же порядке располагаются описания во второй (табл. П5). Теперь можно соединить обе таблицы в одну. Поскольку студенту несложно представить операцию объединения таблиц, мы ее не иллюстрируем. Виды, встреченные в одном-двух описаниях, не включаются в таблицу, а даются дополнительным списком.

В данном случае достаточно просто разделить описания на три группы, однако при большем числе групп видов и их объемах, а главное – при разном числе видов в группах этот этап обработки выполнить сложнее. Чтобы разделить фитоценоны, можно руководствоваться следующими рекомендациями:

1. Проводить взвешивание диагностической роли видов разных групп. Если в одной группе шесть видов, а в другой – три, то вид второй группы по своей диагностической значимости (числу голосов) будет равен двум видам первой группы. Взвешивание применялось при определении положения описания 15: в нем представлено по одному виду из блоков А, В, D, но поскольку блок D самый маленький, вес его вида несравненно выше и единичная представленность видов из блоков В и А была проигнорирована.

2. При достаточно большом объеме таблицы ориентироваться на выявление наиболее типичных сочетаний групп и выбраковывать те описания, где случаи сочетания групп малочисленны. Если таблица содержит 50–60 описаний, можно исключать те из них, которые представляют сочетания групп, повторившиеся реже четырех-пяти раз.

3. Выбраковывать описания, где ни одна из дифференцирующих групп видов не представлена хотя бы половиной своего списка видов.

Две последние рекомендации следует применять с большой осторожностью. Поскольку виды в дифференцирующих группах неравнозначны, то иногда, если группа представлена одним видом, но это доминант с четкой экологией, описание не выбраковывается даже при отсутствии остальных видов данной группы.

Если с повышением обилия видов происходит изменение флористического состава (изменение соотношения групп дифференцирующих

Активная часть таблицы после упорядочения столбцов

Фитоценоз	I (AB)							II (BC)				III (CD)							Постоянство				
	1	2	4	5	6	13	14	1	17	8	3	10	12	15	16	17	18	19	I	II	III		
Виды:																							
Phleum pratense	+	1	2	+	+	+	2				r								V ⁺²	1			
Dactylis glomerata	+	+	2	+	1	1	+	1	+										V ⁺²	2			
Trifolium pratense	+	1	+	1	1	1	1				r				r				V	1	I		
Alchemilla vulgaris	r	+	+	+	+	+	r												V				
Leucanthemum vulgare	r	+	+	+	+	1	1												V				
Leontodon autumnalis	r	+	r	+	+	+													V				
Rhinanthus minor	+	+		+	1	+	1												V				
Trifolium hybridum		+	+	+	+	+	1												V				
Plantago lanceolata	r		+	+	+	+	+		+								r	+	V	1	II		
Plantago major	+		+	r	+	+													IV				
Dianthus deltoides	r	r		+		+	+												IV				
Filipendula ulmaria	r	r	r		r		r												IV				
Deschampsia cespitosa	r	+	2		+	r													IV				
Ranunculus acris		+	+		r	+	+												IV				
Poa pratensis	+		2		+	+	1		2										IV	1	I		
Prunella vulgaris	+	+	+		1	1	1		+										V	1			

Ranunculus polyanthemos	+	+		+	r	+	+	r											V	1		
Stellaria graminea		r	+		r	+	1									r			IV	1	I	
Lathyrus pratensis	+	+		+		+	+						r				+		IV		II	
Festuca pratensis	2	2	2	1	2	2	2	+	3	1				r					V ¹⁻²	3	I	
Agrostis tenuis	2	1	1	2	1	2	2	+		2									V ⁺²	3		
Vicia cracca	+	+	1	+	+	+	+		+	+	+			+					V	3	I	
Veronica chamaedrys		+		+	+	+	+	+		+		r							IV	2	I	
Linaria vulgaris	r		R	r	r	+		+	1	+	1								IV	4		
Plantago media		r		1	+		+	+	+	+	r				2		+		III	4	II ⁺²	
Glechoma hederacea	+		+		r	+	+	+	+										IV	2		
Cynoglossum officinale								r	+	r	+					r		+		4	II	
Origanum vulgare								+	+	+	+		+	+	+		r	+		4	IV	
Agrimonia eupatoria						+		+	+	+	r	+	2	+	+	r	+	+	I	4	V ^{r-2}	
Artemisia absinthium								1	+	+	+	+	r	+	2	+		r		4	V ^{r-2}	
Berteroia incana									+		+	+	+	+	1	+				2	V	
Carduus acanthoides								+	r		+		1	+	r	+	+	r	+	I	2	V
Verbascum nigrum								r	+	+		+		+		r	+			3	III	
Clinopodium vulgare								+	+			r	r	r						2	III	
Salvia verticillata												+	2	1	3	+	r	r			V ^{r-3}	
Echium vulgare												r	+		+	1	r	+			V	

Пассивная часть таблицы после упорядочения строк и столбцов

Фитоценоз	I (AB)								II (BC)				III (CD)							Постоянство		
	1	2	4	5	6	13	14	1	17	8	3	10	12	15	16	17	18	19	I	II	III	
Виды:																						
Lotus corniculatus	+	1	2	3	+	+	+	+	1	3	3	+	+	2	+	3	r	+	V ⁺³	4 ⁺³	V ^{r-3}	
Fragaria viridis		r	r	+		+	1	+	1	2	4	2	3	3	2	2	2	3	IV	4 ⁺⁴	V ²⁻³	
Achillea millefolium	+	+	2	+	1	1	1	+	+	1	r			+		+	+	+	V ⁺²	4	III	
Cichorium intybus	r	+	+	+	+	+	+			+	+		r	+	r	+	r	r	V	2	V	
Galium mollugo	+		+	+		1	1	+	+	+	r	+	r	+	r	+	r		IV	4	V	
Potentilla impolita	r			+	r	+	+		+	+	+	+			+	+	+	+	IV	3	IV	
Taraxacum officinale	+	+	1	1	+		+		+	+			r			+	r		V	2	III	
Geum urbanum		+	r	r	r	+	+	r					r				r		V	1	III	
Poa angustifolia				2			+	+	1		1	r	+		+	2	1		II ⁺²	3	IV ^{r-2}	
Elytrigia repens		+	+			+			2	+	+					+	+	r	III	3	III	
Convolvulus arvensis		+	r	r	+	+					+	+			+	r	r		IV	1	III	
Trifolium repens	r			+	1		r		+		r						r	+	III	2	II	
Inula britannica				+						r	+		r	+	r		+	r	I ⁺	2	IV	
Pimpinella saxifraga	+						1	+	+	1					+	+		+	II	3	II	
Picris hieracioides	r	+		+	+		+	+	+					+		r			IV	2	II	
Cirsium setosum	r	+	r			r		r		r				+					III	2	I	

Carum carvi	r	+	1				+	+		+									III	2	
Trifolium medium	r			+			+	r			r							+	III	2	I
Oberna behen	r			+	r			+			r								III	2	
Calamagrostis epigeios		r							3		r			4				+	I	2	II
Barbarea arcuata			+		r	+	+												III		
Trifolium montanum	r			+			r												III		
Rumex acetosa		+		+	r		+												III		
Agrostis gigantea					1	+	1												III		
Bromopsis inermis			+				+											+	II		I
Centaurea jacea	+	+	r																III		
Euphorbia waldsteinii		+		r	r	+				+						r			III	1	I
Lappula squarrosa															r	r	+				III
Chenopodium album													+	r		r	r				III
Viola tricolor	+			+		+													III		
Lactuca tatarica								+				+	r							1	II
Tussilago farfara				+		+		r					r						II	1	I
Hypericum perforatum		+		+	+	+													III		
Betonica officinalis	r	+		r		+													III		
Myosotis arvensis	r				r	+													III		
Primula macrocalyx		+			r	r	1												III	1	
Veronica teucrium	r					+	+		+										III	1	

Фитоценоз	I (AB)					II (BC)					III (CD)					Постоянство				
	1	2	4	5	6	1	17	8	3		10	12	15	16	17	18	19	I	II	III
Виды:																				
Rumex acetosella	+			+		+														III
Medicago lupulina												г		+						III
Consolida regalis												г								III
Carex contigua		+				+										г	+			I
Acinos arvensis											г									II
Arenaria serpyllifolia														г						II
Geranium pratense		+																		III
Potentilla intermedia		г				г	I													III
Erigeron acris							г													I
Carex praecox				+																I
Silene noctiflora																				I
Knautia arvensis						+														III
Pastinaca sylvestris				г																I
Rumex confertus		+				+														III

видов), то такие виды оказываются хорошими дополнительными признаками в спорных ситуациях, особенно при выбраковке описаний. Поэтому иногда целесообразно поместить эти виды в верхнюю часть активной таблицы, и студенту будет легче представить себе физиономию классифицируемых фитоценозов. Следует стремиться к тому, чтобы фитоценозы были физиономически однородными (т.е. чтобы в них был однородный состав доминантов, хотя количественное соотношение между обильными видами может варьироваться).

Составление парциальных синтетических таблиц

Полученная таблица фитоценозов может быть названа парциальной, поскольку представляет лишь часть обрабатываемой совокупности описаний, которую в дальнейшем предстоит соединить с другими аналогичными таблицами из данной совокупности. Эти таблицы, как уже отмечалось, могут быть «последовательными» и объединять экологически различные части обрабатываемой совокупности описаний, либо «параллельными» географическими вариантами со сходным эколого-фитоценологическим диапазоном.

Для объединения парциальных таблиц необходимо «свернуть» информацию, дав обобщенную характеристику каждому фитоценозу. Для этого нужно рассчитать постоянство видов в выделенных группах описаний (фитоценозах) в процентах, затем заменить абсолютные оценки постоянства баллами, отражающими классы постоянства: I – меньше 20%, II – от 21 до 40%, III – от 41 до 60%, IV – от 61 до 80%, V – от 81 до 100%. Кроме того, для всех видов, покрытие (обилие) которых выше I балла, нужно, определить наиболее вероятные колебания обилия (можно использовать непараметрические статистические показатели – квартили, но поскольку метод Браун-Бланке качественный, это обычно делается визуально). Обилие указывают как показатель степени в математике. Например, запись V^{3-5} означает, что вид встречается с постоянством выше 80% и был доминантом с обилием 3–5 баллов. Для видов с постоянством I–II классов и для всех видов при обилии I или «+» оно не указывается. Таким образом практически обилие дается только для доминантов. В тех случаях, когда число описаний в фитоценозе менее пяти, принято указывать не класс постоянства, а число описаний (арабскими цифрами), в которых встречается вид. В нашем примере таким образом охарактеризован второй фитоценоз (BC) с числом описаний 4. «Свертка информации» показана в правой стороне табл. П4 и П5.

Таблицы обобщенной характеристики фитоценозов называют синтетическими или синоптическими. Перекомпоновав строки таблицы и поместив вначале виды со сквозным распределением, а затем тяготеющие к первому, второму и третьему, второму и третьему, третьему фитоценозам, получим окончательный вариант парциальной синтетической таблицы (табл. П6). Об этом тяготении (или оттаивании) свидетельствует различие их постоянства, причем значимой принято считать разницу в два балла (V и III, IV и II и т.д.). Порядок видов в ней несколько отличается от их расположения в таблице, которая была получена после объединения «активной» и «пассивной» час-

тей; в «пассивной» части таблицы появились виды, которые совершенно очевидно тяготеют к одному или двум фитоценонам. Виды, не показавшие четкой приуроченности к одному или двум фитоценонам или встречающиеся с постоянством не выше II класса, помещаются в нижнюю часть таблицы как не имеющие диагностического значения. Виды, которые не встретились ни в одном фитоценоне с постоянством выше I класса, обычно приводятся списком под таблицей с указанием столбца, в котором они встречены (в нашем примере они опущены).

Таблица П6

Парциальная синтетическая таблица

Виды	Постоянство		
	I	II	III
Lotus corniculatus	V ⁺³	4	V ⁺³
Fragaria viridis	IV	4	V ²⁻³
Galium mollugo	IV	4	V
Potentilla impolita	IV	3	IV
Elytrigia repens	III	3	III
Trifolium repens	III	2	II
Cichorium inthybus	V	2	V
Convolvulus arvensis	IV	1	III
Phleum pratense	V ⁺²	1	
Dactylis glomerata	V ⁺²	2	
Trifolium pratense	V	1	I
Alchemilla vulgaris	V		
Leucanthemum vulgare	V		
Leontodon autumnalis	V		
Rhinanthus minor	V		
Trifolium hybridum	V		
Plantago lanceolata	V	1	II
Plantago major	IV		
Dianthus deltoides	IV		
Filipendula ulmaria	IV		
Deschampsia cespitosa	IV		
Ranunculus acris	IV		
Poa pratensis	IV ⁺²	1	II
Prunella vulgaris	V	1	
Ranunculus polyanthemos	V	1	
Stellaria graminea	IV	1	I
Lathyrus pratensis	IV		II
Taraxacum officinale	V	2	III
Geum urbanum	V	1	III

Продолжение табл. П6

Виды	Постоянство		
	I	II	III
Picris hieracioides	IV	2	II
Carex contigua	III		
Barbarea arcuata	III		
Trifolium montanum	III		
Rumex acetosa	III		
Agrostis gigantea	III		
Centaurea jacea	III		
Euphorbia waldstcinii	III	1	I
Viola tricolor	III		
Hypericum perforatum	III		
Betonica officinalis	III		
Myosotis arvensis	III		I
Primula macrocalyx	III	1	
Veronica teucrium	III	1	
Rumex acetosella	III		
Geranium pratense	III		
Potentilla intermedia	III		
Knautia arvensis	III		
Rumex confertus	III		
Festuca pratensis	V ¹⁻²	3	I
Agrostis tenuis	V ¹⁻²	3	
Vicia cracca	V	3	
Veronica chamaedrys	IV	2	
Linaria vulgaris	IV	4	
Plantago media	III	4	II
Glechoma hederacea	IV	2	
Achillea millefolium	V ⁺²	4	III
Cirsium setosum	III	2	I
Carum carvi	III	2	
Trifolium medium	III	2	I
Oberna behen	III	2	
Cynoglossum officinale		4	II
Origanum vulgare		4	IV
Agrimonia eupatoria	I	4	V ⁻²
Artemisia absinthium		4	V ⁻²
Berteroa incana		2	V
Carduus acanthoides	I	2	V
Verbascum nigrum		3	III

Окончание табл. П6

Виды	Постоянство		
	I	II	III
<i>Clinopodium vulgare</i>		2	III
<i>Poa angustifolia</i>	II	3	IV
<i>Inula britannica</i>	I	2	IV
<i>Pimpinella saxifraga</i>	II	3	III
<i>Salvia verticillata</i>			V ⁻³
<i>Echium vulgare</i>			V
<i>Lappula squarrosa</i>			III
<i>Chenopodium album</i>			III
<i>Medicago lupulina</i>			III
<i>Consolida regalis</i>			III
<i>Calamagrostis epigeios</i>	I	2	II ⁺⁴
<i>Tussilago farfara</i>	II	1	I
<i>Bromopsis inermis</i>	II		I
<i>Erigeron acris</i>	I		II
<i>Carex praecox</i>	I		II ⁺³
<i>Pastinaca sylvestris</i>	I		II
<i>Lactuca tatarica</i>		1	II
<i>Acinos arvensis</i>		1	II
<i>Silene noctiflora</i>		1	II
<i>Arenaria serpyllifolia</i>			II

Составление итоговой синоптической таблицы и синтаксономический анализ

После «свертки информации» громоздкие фитоценологические таблицы заменены компактными синтетическими. Теперь все парциальные таблицы нужно объединить (разумеется, при наличии сходства между ними, так как было бы неразумно соединять в одну таблицу описания водных и степных фитоценозов; обычно составляют таблицу для разнообразия фитоценозов ранга порядок – класс), причем повторяется процедура переупорядочивания строк и столбцов, но уже на уровне фитоценонов. Отличие в том, что у исследователя уже накоплена большая информация о видах и фитоценозах, и потому нет необходимости полностью следовать всем описанным этапам процедуры. Обычно столбцы удается сразу ординировать вдоль комплексных градиентов и при обработке таблицы приходится менять местами лишь отдельные фитоценоны. Выделенные при упорядочивании парциальных таблиц группы видов при построении итоговых таблиц часто распадаются.

Важный элемент составления итоговой таблицы – объединение сходных фитоценонов из «последовательных» или «параллельных» парциальных таблиц. Полностью тождественных фитоценонов быть не может, поскольку всегда имеет место различие в постоянстве или обилии (покрытии) отдельных видов. Фитоценолог должен решить, целесообразно ли сохранить в классификации два похожих фитоценона (их различия потом можно отразить самыми низкими рангами) или их нужно объединить, соответственно пересчитав постоянство видов и откорректировав значения обилия у массовых видов.

В этой ситуации вновь приходится полагаться на интуицию: если различия можно интерпретировать экологически и предположить, что изменения состава и структуры фитоценозов обусловлены различиями в увлажнении, засолении почв, pH и т.д., то объединять фитоценоны не следует. Если же причины различий состава фитоценозов сходных фитоценонов не ясны, столбцы лучше объединить в один фитоценон. При сомнениях в целесообразности объединения лучше объединить два фитоценона в один, так как одно из достоинств классификации – ее компактности.

Итоговая синоптическая таблица – материал для синтаксономического анализа, так как теперь, когда фитоценоны выделены и по таблице можно проследить степень их сходства или несходства, остается лишь определить синтаксономические ранги для отдельных фитоценонов и их групп.

Синтаксономическое положение фитоценонов устанавливается по-разному. При работе с хорошо изученными сообществами дедуктивно можно определить все единицы вплоть до субассоциаций и вариантов. Если же растительность оказывается вне сферы даже системы высших единиц, то синтаксономический анализ проводится индуктивно: заново устанавливаются все единицы.

В нашем примере синтаксономический анализ должен быть индуктивно-дедуктивным, так как изученная совокупность достаточно хорошо соответствует уже установленным высшим единицам, но вследствие своеобразия района предстоит выделить новые ассоциации и внутриаассоциационные единицы.

Важнейшим этапом синтаксономического анализа является установление числа ассоциаций. В данном случае три фитоценона соответствуют двум ассоциациям, причем этот вывод достаточно бесспорен для крайних фитоценонов, которые отличаются большим числом диагностических видов и хорошо интерпретируются экологически: первый связан с лучше увлажненными почвами, второй – с почвами, которые периодически пересыхают, о чем свидетельствует усиление группы сухолюбивых видов. Третий фитоценон рассмотрим как субассоциацию ассоциации нормально увлажненных почв.

Важным моментом является выбор названия синтаксона, которое по возможности должно отражать и физиономию, и экологию фитоценоза (хотя нередко название может быть просто «этикеткой», не раскрывающей его содержания).

Вид *Lotus corniculatus* весьма редок для лугов Башкортостана, и потому его с полным основанием можно использовать в названии обеих ассоциаций. Первая ассоциация содержит большую группу дифференцирующих видов, однако большинство их по опубликованным данным следует рассматривать как виды союза *Cynosurion*. «Кодекс» не запрещает повторное использование видов высших единиц для установления ассоциаций и субассоциаций или вариантов. Второй вид следует выбрать из числа тех, что с достаточно высоким постоянством представлены в двух первых столбцах. Этому условию соответствует *Agrostis tenuis*, который связан с лугами лесной зоны и хорошо показывает приуроченность ассоциации к серым лесным почвам. Таким образом, первую ассоциацию назовем *Loto corniculati-Agrostietum tenuis*.

Внутри нее четко выделяются две субассоциации, при наименовании которых также используем виды, отражающие экологические особенности и различия этих субассоциаций — *Alchemilla vulgaris* и *Origanum vulgare*. Второй вид подчеркивает более ксерофитный характер фитоценозов, первый, напротив, — периоды нормального увлажнения почвы. Таким образом, две субассоциации будут названы соответственно: *L.c.-A.t. alchemilletosum vulgaris* и *L.c.-A.t. origanetosum vulgare*. Название второй ассоциации целесообразно дать по *Lotus corniculatus* и по степному виду *Salvia verticillata*, что подчеркнет особенности ее экологии и связь с почвами, сильно пересыхающими в летний период. Таким образом, вторая ассоциация получит название *Loto corniculati-Salvietum verticillatae*.

Однако объем диагностических комбинаций установленных ассоциаций можно сократить, так как в их состав попали виды высших единиц, сведения о которых мы почерпнули из опубликованных данных. Так, в составе первой ассоциации много видов союза *Cynosurion*, объединяющего низкотравные сообщества пастбищ при нормальном увлажнении. Кроме того, в составе этой и особенно второй ассоциации есть виды следующих высших единиц остепненных лугов: союза *Trifolion montani* и порядка *Galietales veri*, класса *Trifolio-Geranietales sanguinei*, объединяющего фитоценозы теплых опушек; класса *Artemisietea vulgaris* и порядка *Oporordetalia acanthii*, объединяющего нарушенные фитоценозы сухих местообитаний, сформированные многолетниками; класса *Chenopodietea* (также фитоценозы нарушенных местообитаний, но сформированные однолетниками). Кроме того, в составе диагностической комбинации субассоциации *L.c.-A.t. alchemilletosum vulgaris* есть виды такого порядка, как *Molinietalia* (влажные луга).

Теперь составим синтаксономическую таблицу, объединив разные диагностические блоки высших единиц и оставив часть их в составе диагностических комбинаций ассоциаций и субассоциаций, но отметив их соответствующей аббревиатурой. При этом в составе диагностических комбинаций ассоциаций и субассоциаций сохраним лишь наиболее важные виды, которые подчеркивают физиономию и экологию сообществ, или виды единиц с малочисленными комбинациями, которые нет смысла выделять в группу (виды *Molinietalia* в составе диагностических видов субассоциации *L.c.-A.t. alchemilletosum vulgaris*).

Каково же синтаксономическое положение выделенных ассоциаций? Их принадлежность к классу *Molinio-Arrhenatheretea* сомнений не вызывает. Сложнее обстоит дело с определением порядков, так как виды *Galietales veri* встречаются в обеих ассоциациях. Но поскольку в первой ассоциации содержится большое число видов союза *Cynosurion*, представляющего порядок *Arrhenatheretalia*, мы отнесем ее к этому союзу и порядку.

Вторая ассоциация представляет порядок *Galietales veri* и союз *Trifolion montani*, хотя состав диагностической комбинации несколько обеднен, так как ассоциация расположена на стыке с классом *Trifolio-Geranietales sanguinei* (сообщества ксеротермных опушек). Существенно и участие видов порядка *Oporordetalia acanthii* (рудеральных сообществ сухих местообитаний), что связано с механическими нарушениями почвы при выпасе в сырую погоду.

В более влажной первой ассоциации аналогично объясняется появление видов класса *Chenopodietea*.

Список иерархически упорядоченных синтаксонов называется *продромусом*. Для обработанной нами выборки описаний продромус будет иметь следующий вид:

Кл. *Molinio-Arrhenatheretea* Tx. 1937.

Пор. *Arrhenatheretalia* Pawl. 1928.

Союз *Cynosurion* Tx. 1947.

Acc. *Loto corniculati-Agrostietum tenuis* ass. nov. prov.¹

Субасс. *L.c.-A.t. origanetosum vulgare*.

Субасс. *L.c.-A.t. alchemilletosum vulgaris*.

Пор. *Galietales veri* Mirkin et Naumova 1986.

Союз. *Trifolion montani* Naumova 1986.

Acc. *Loto corniculati-Salvietum verticillatae* ass. nov. prov.

Таблица П7 — один из вариантов обзорных синоптических таблиц, которые могут включать очень высокое разнообразие фитоценозов — от союза до класса (а иногда и несколько близких классов). Тем не менее основным документом, позволяющим установить ассоциацию, является таблица описаний, которую мы приводим для второй ассоциации (табл. П8). В такой таблице принят следующий порядок видов:

1. Диагностические виды ассоциации.
2. Диагностические виды субассоциаций и вариантов.
3. Диагностические виды «своего» союза.
4. Диагностические виды других союзов «своего» порядка.
5. Диагностические виды «своего» порядка.
6. Диагностические виды прочих порядков «своего» класса.
7. Диагностические виды «своего» класса.
8. Прочие виды с разбивкой по диагностическим блокам других высших единиц или приведенные единым блоком. Приуроченность к синтаксонам, как отмечалось, может обозначаться соответствующими сокращениями.

¹ Обозначение ass. nov. prov. показывает, что это название предварительное.

Таблица П7
Синоптическая таблица выделенных ассоциаций

Виды	Loto corniculati-Agrostietum tenuis		Loto corniculati-Salvietum verticillatae
	L.c.-A.t. alchemilletosum vulgaris	L.c.-A.t. origanetosum vulgare	
Д.в. ассоциации Loto corniculati-Agrostietum tenuis			
Lotus corniculatus	V ⁺³	4	V ^{r-3}
Festuca pratensis C.	V ¹⁻²	3	I
Agrostis tenuis	V ¹⁻²	3	
Linaria vulgaris	IV	4	
Veronica chamaedrys	IV	2	
Glechoma hederacea	IV	2	
Д.в. субассоциации L.c.-A.t. alchemilletosum vulgaris			
Alchemilla vulgaris	V		
Trifolium hybridum	V		
Rhinanthus minor	V		
Leucanthemum vulgare	V		
Ranunculus acris	IV		
Dianthus deltoides	IV		
Deschampsia cespitosa Mol.	IV		
Filipendula ulmaria Mol.	IV		
Ranunculus polyanthemus T.m.	V	1	
Myosotis arvensis	III		I
Veronica teucrium	III	1	
Rumex acetosella	III		
Carex contigua	III		
Geranium pratense	III		
Potentilla intermedia	III		
Knautia arvensis	III		
Rumex confertus	III		
Д.в. субассоциации L.c.-A.t. origanetosum vulgare			
Origanum vulgare T.G.		4	IV
Agrimonia eupatoria	I	4	V ^{r-2}
Д.в. союза Cynosurion			
Achillea millefolium	V ⁺²	4	III

Продолжение табл. П7

Виды	Loto corniculati-Agrostietum tenuis		Loto corniculati-Salvietum verticillatae
	L.c.-A.t. alchemilletosum vulgaris	L.c.-A.t. origanetosum vulgare	
Taraxacum officinale	V	2	III
Trifolium repens	III	2	II
Plantago lanceolata	V	1	II
Dactylis glomerata	V ⁺²	2	
Phleum pratense	V ⁺²	1	
Poa pratensis	IV ⁺²	1	I
Prunella vulgaris	V	1	
Leontodon autumnalis	V		
Carum carvi	III		
Plantago major	IV		
Barbarea arcuata	III		
Plantago media	III	4	II
Д.в. ассоциации Loto corniculati-Salvietum verticillatae			
Salvia verticillata			V ^{r-3}
Echium vulgare On.			V
Medicago lupulina			III
Consolida regalis			III
Д.в. союза Trifolium montani и порядка Galietalia veri			
Fragaria viridis	IV	4	V ²⁻³
Potentilla impolita	IV	3	IV
Trifolium montanum	III		
Poa angustifolia	II	3	IV
Pimpinella saxifraga	II	3	III
Д.в. порядка Arrhenatheretalia и класса Molinio-Arrhenatheretea			
Vicia cracca	V	3	
Trifolium pratense	V	1	I
Elytrigia repens	III	3	III
Lathyrus pratensis	IV		II
Stellaria graminea	IV	1	I
Rumex acetosa	III		
Agrostis gigantea	III		
Bromopsis inermis	II		I
Centaurea jacea	III		
Galium mollugo	IV	4	V

Окончание табл. П7

Виды	Loto corniculati-Agrostietum tenuis		Loto corniculati-Salvietum verticillatae
	L.c.-A.t. alchemilletosum vulgaris	L.c.-A.t. origanetosum vulgare	
Д.в. класса Trifolio-Geranietea sanguinei			
Trifolium medium	III	2	I
Hypericum perforatum	III		
Betonica officinalis	III		
Primula macracalyx	III	1	
Д.в. порядка Onopordetalia acanthii и класса Artemisieta vulgaris			
Cichorium inthybus	V	2	V
Picris hieracioides	IV	2	II
Carduus acanthoides	I	2	V
Artemisia absinthium		4	V ¹⁻²
Berteroa incana		2	V
Cynoglossum officinale		4	II
Verbascum nigrum		3	III
Д.в. класса Chenopodieta			
Convolvulus arvensis	IV	1	III
Cirsium setosum	III	2	I
Euphorbia waldsteinii	III	1	I
Oberna behen	III	2	
Lappula squarrosa			III
Chenopodium album			III
Viola tricolor	III		
Lactuca tatarica		1	II
Прочие виды			
Geum urbanum	V	1	III
Inula britannica	I	2	IV
Calamagrostis epigeios	I	2	II ¹⁻⁴
Clinopodium vulgare		2	III
Tussilago farfara	II	1	I
Acinos arvensis		1	II
Arenaria serpyllifolia			II
Erigeron acris	I		II
Carex praecox	I		II ¹⁻³
Silene noctiflora		1	II
Pastinaca sylvestris	I		II

Примечание: С. — Cynosurion, Mol. — Molinietalia, T.m. — Trifolion montani, T.G. — Trifolio-Geranietea sanguinei, On. — Onopordetalia.

Таблица П8

Ассоциация Loto corniculati-Salvietum verticillatae

Порядковый номер	1	2	3	4	5	6	7	C
Номер описания	10	12	15	16	17	18	19	
Площадь, м ²	100	100	100	100	100	100	100	
Проектное покрытие, %	55	70	85	60	95	60	75	
Средняя высота, см	25	30	35	20	15	50	20	
Число видов	23	23	27	27	28	33	31	
Д.в. ассоциации								
Lotus corniculatus	+	+	2	+	3	r	+	V
Salvia verticillata	+	2	1	3	+	1	r	V
Echium vulgare On.	r	+		+	1	r	+	V
Medicago lupulina		r			+	r		III
Consolida regalis	+	r		+				III
Д.в. союза Trifolion montani и порядка Galietalia veri								
Fragaria viridis	2	3	3	2	2	2	3	V
Potentilla impolita	+			+	+	+	+	IV
Poa angustifolia	r	+		+	2	1		IV
Pimpinella saxifraga				+	+		+	III
Д.в. союза Cynosurion								
Achillea millefolium			+		+	+	+	III
Taraxacum officinale		r			+	r		III
Trifolium repens						r	+	II
Plantago lanceolata						r	+	II
Poa pratensis							+	I
Plantago media					2		+	II
Д.в. порядка Arrhenatheretalia и класса Molinio-Arrhenatheretea								
Galium mollugo	+	r	+	r	+	r		V
Elytrigia repens					+	+	r	III
Lathyrus pratensis			r				+	II
Trifolium pratense				r				I
Stellaria graminea						r		I
Bromopsis inermis							+	I
Vicia cracca			+					I
Festuca pratensis				r				I

Окончание табл. П 8

Д.в. порядка Onopordetalia и класса Artemisietea vulgaris							
<i>Artemisia absinthium</i>	+	г	+	2	+	г	V
<i>Cichorium intybus</i>		г	+	г	+	г	V
<i>Berteroa incana</i>	+	+	+	+	+	+	V
<i>Carduus acanthoides</i>	I	+	г	+	+	г	V
<i>Verbascum nigrum</i>	+		+		г		III
<i>Picris hieracioides</i>			+		г		II
<i>Cynoglossum officinale</i>					г	+	II
Прочие виды							
<i>Agrimonia eupatoria</i>	+	2	+	+	г	+	V
<i>Origanum vulgare</i> T.G.	+		+	+		г	IV
<i>Inula britannica</i>		г	+	г		г	IV
<i>Convolvulus arvensis</i>	+			+	г	г	III
<i>Lappula squarrosa</i>				г	г	+	III
<i>Chenopodium album</i>		+	г		г	г	III
<i>Geum urbanum</i>	г			г		г	III
<i>Clinopodium vulgare</i>	г		г	г			III

Кроме того, единично встречаются: *Acinos arvensis* (6,7), *Anthemis tinctoria* (7), *Arenaria serpyllifolia* (5,6), *Calamagrostis epigeios* (3,7), *Carex praecox* (3,7), *Cirsium setosum* (3), *Digitalis grandiflora* (7), *Dracocephalum thymiflorum* (4), *Echinops sphaerocephalus* (3), *Erigeron acris* (1,7), *Erysimum hieracifolium* (4), *Euphorbia waldesteinii* (5), *Falcaria vulgaris* (5), *Fallopia convolvulus* (6), *Galeopsis ladanum* (6), *Geraniumsibiricum* (3), *Geraniumsylvaticum* (4), *Lactuca tatarica* (1,2), *Melilotus albus* (3), *M. officinalis* (5), *Myosotis arvensis* (6), *Nonea pulla* (4), *Pastinaca sylvestris* (2,3), *Phlomis tuberosa* (7), *Seseli libanotis* (3), *Setaria viridis* (4), *Silene noctiflora* (4,6), *Stachys arvensis* (6), *Thymus* sp. (4), *Trifolium medium* (7), *Tussilago farfara* (2), *Urtica dioica* (6), *Veronica chamaedrys* (2).

Часть 2

**ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ ОСНОВНЫХ ВЫСШИХ ЕДИНИЦ
РАСТИТЕЛЬНОСТИ СРЕДНЕЙ ПОЛОСЫ
ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ**

Как уже отмечалось, используя этот пример, преподаватель или студенты-дипломники могут составить определительный ключ для более ограниченного района и довести его до ранга союза или даже ассоциации. Обратим внимание пользователей этим ключом, что авторы, следуя В. Матушкевичу (Matuzskiewicz, 1981), старались различать клас-

сы на физиономической основе. В таких случаях, как определение класса Vaccinio-Piceetea (тайга), вполне достаточно критерия «хвойный лес с зеленомошным покровом». Но иногда, особенно когда физиономических и топологических критериев было недостаточно, для облегчения определения использовалось ограниченное число доминантов или диагностических видов. Понятно, что при составлении ключа до ранга «союз» и ниже значимость диагностических видов сильно возрастает.

**Ключ для определения основных классов и порядков
растительности средней полосы Европейской части России**

1. Леса и кустарники, т.е. фитоценозы с более или менее выраженными ярусами деревьев и кустарников на почвах разной увлажненности – от сухих до болотных, естественные, полустественные и синантропные..... 2
– Фитоценозы иные..... 10
2. Лесные болота на богатых болотно-торфянистых почвах, доминанты – деревья и кустарники (*Alnus glutinosa*, *Betula pubescens*, *Salix cinerea*), травяной ярус сформирован гигрофитным разнотравьем и осоками. Кл. *Alnetea glutinosae*..... 3
– Фитоценозы иные..... 4
3. Сильно заболоченные леса с доминированием *Alnus glutinosa*..... *Alnetalia glutinosae*
– Фитоценозы с доминированием кустарниковых ив (*Salix cinerea*, *S. aurita*, *S. pentandra*) *Salicetalia cinerea*
4. Лесные посадки или заросли кустарников на сильно нарушенных субстратах..... 5
– Леса естественные..... 6
5. Заросли нитрофильных кустарников на вырубках, в посадках, на руинах и свалках. Доминируют *Sambucus racemosa*, *S. nigra*, *Salix caprea*, в напочвенном покрове – *Rubus idaeus*, *R. caesius*, *Urtica dioica* и др. *Urtico-Sambucetea*
– Городская спонтанная древесная растительность и искусственные древесные насаждения. Доминируют *Acer negundo*, *Fraxinus americana*, *Robinia pseudoacacia*, в напочвенном ярусе – *Chelidonium majus*, *Lapsana communis*, *Impatiens purviflora*, *Urtica dioica*. .. *Robinietea*
6. Пойменные леса с доминированием тополей (*Populus nigra*, *P. alba*) и ив (*Salix alba*, *S. triandra*, *S. viminalis*) и травяным покровом с участием гигрофитов *Lysimachia nummularia*, *L. vulgaris*, *Stachys palustris*, *Phalaroides arundinacea*, *Poa palustris*, *Rubus caesius*. Обычны лианы *Humulus lupulus* и *Calystegia sepium*..... *Salicetea purpurea*
– Фитоценозы иные..... 7
7. Хвойные леса с напочвенным покровом, в котором значительное участие принимают мхи и кустарнички. Кл. *Vaccinio-Piceetea*..... 8
– Лиственные листопадные леса непоименных или краткоименных местообитаний (дубянки, липняки, ильмовники, осинники, березняки,

иногда при участии видов хвойных – ели и сосны) с травяным покровом, в котором доминирует сныть, и подлеском с участием *Euonymus verrucosa*, *Lonicera xylosteum*, *Viburnum opulus*. Кл. Quercus-Fagetalia... 9

8. Сухие хвойные леса с лишайниками, доминирует обычно сосна...
 Cladonio-Vaccinietalia
 – Более увлажненные мезофитные хвойные леса с незначительным участием лишайников, доминируют обычно ель и пихта.....
 Vaccinio-Piceetalia

9. Сухие леса с остепненным травяным покровом при участии *Betonica officinalis*, *Brachypodium pinnatum*, *Chamaecytisus rubenicus*, *Fragaria viridis*, *Pyretrum corymbosum*, *Thalictrum minus* и др.
 Quercetalia pubescentis
 – Мезофитные леса с типичным неморальным травяным покровом, иногда умеренно заболоченные (*Galium odoratum*, *Asarum europaeum*, *Actaea spicata*, *Bromopsis benekenii*, *Ceum urbanum*, *Impatiens noli-tangere*, *Paris quadrifolia*..... Fagetalia sylvaticae

10. Нелесные фитоценозы гидрофитов и гигрофитов – водные, околоводные, болотные. Доминируют травы или мхи, участие деревьев и кустарников незначительно (если имеется древесный или кустарниковый ярус, то он разомкнут)..... 11
 – Фитоценозы иные, на сухих или умеренно-увлажненных почвах..... 16

11. Моховые болота – сообщества с участием видов рода *Sphagnum* и зеленых мхов при большем или меньшем участии осоковых, кустарников и кустарничков, иногда с разреженным пологом деревьев..... 12
 – Водные и околоводные фитоценозы..... 13

12. Верховые олиготрофные болота с преобладанием сфагновых мхов и вересковыми кустарничками, возможен полог сосны.....
 Oxucocco-Sphagnetalia
 – Переходные мезотрофные болота со значительным участием сфагновых мхов, но при доминировании или содоминировании осоковых (*Sczeuchzeria palustris*, р. *Eriophorum*, р. *Carex*) и зеленых мхов, возможен разреженный полог *Betula pubescens*.....
 Sczeuchzerio-Caricetalia fuscae

13. Сообщества свободноплавающих на поверхности и в толще воды неукореняющихся растений-плейстофитов (виды р. *Lemna*, р. *Utricularia*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Stratiotes aloides* и др.)
 Lemnetea
 – Фитоценозы иные..... 14

14. Сообщества гидатофитов – прикрепленных ко дну растений с плавающими на поверхности или погруженными в воду листьями (в основном виды р. *Potamogeton*, а также *Nymphaea alba*, *Nuphar lutea*, *Polygonum amphibium*)..... Potametea

– Сообщества растений-амфибий, возвышающихся над поверхностью воды или произрастающих на сильно переувлажненных почвах. Кл. Phragmiti-Magnocaricetea..... 15

15. Сообщества достаточно глубоководных водоемов со стоячей или медленно текущей водой (доминируют *Phragmites australis*, *Typha latifolia*, *T. angustifolia*, *Equisetum fluviatilis*, *Scirpus lacustris*, *Butomus umbellatus* и др.)..... Phragmitetalia
 – Сообщества крупных осок на периодически или постоянно переувлажненных местообитаниях..... Magnocaricetalia

16. Естественные и полустественные сообщества (возникшие в результате сведения леса, но сохраняющиеся при режиме использования длительное время) на почвах различного режима увлажнения – от влажно-луговых до степных..... 17
 – Синантропные (состальные и рудеральные) сообщества полей, пустырей, интенсивно вытаптываемых или выпасаемых местообитаний..... 25

17. Сообщества опушек, вырубок и лесных полей, где не проводится сенокосение..... 18
 – Фитоценозы иные..... 19

18. Сообщества теплых ксеротермных опушек с участием *Origanum vulgare*, *Coronilla varia*, *Hypericum perforatum*, *Verbascum lychnitidis*, *Silene nutans*, возможен разреженный полог деревьев или кустарников..... Trifolio-Geranietea
 – Лесные вырубки с доминированием *Chamerion angustifolium*.....
 Epilobietea

19. Степи – сообщества многолетних травянистых ксерофитов: дерновинных злаков (типчака, ковылей) и лугово-степного разнотравья на черноземах. Соотношение доли дерновинных злаков и разнотравья может меняться, возможны пастбищные варианты с преобладанием типчака и полнелы..... 20
 – Фитоценозы иные..... 21

20. Степи несолонцеватых почв, черноземов, в горах на неполноразвитых и скелетных почвах..... Festuco-Brometea
 – Степи на солонцеватых почвах с участием *Limonium gmelinii*, *Artemisia lercchiana* и других растений, корневые системы которых связаны с солонцеватым горизонтом. Возможно участие типичных степных гликофитных растений, корневая система которых расположена в надсолонцовом горизонте..... Festuco-Limonietea

21. Остепненные сообщества песчаных и супесчаных почв, на моренных лесных сухих почвах с участием *Sedum acre*, *Arenaria serpyllifolia*, *Corynephorum canescens*, *Thymus serpyllum* и др.
 Sed-Scleranthetea

– Луга – многолетние более или менее мезофитные естественные или полустественные сообщества (на месте лесов, но устойчиво сохраняющиеся при сенокосном или пастбищном использовании) на почвах от сухих до влажных, возможно умеренное засоление..... 22

22. Первичные луговые сообщества на засоленных почвах с участием галомезофитов (<i>Juncus gerardii</i> , <i>Triglochin maritima</i> , <i>Agrostis stolonifera</i> и др.)	Asteretea tripolium
- Вторичные послелесные сообщества на незасоленных почвах.	
Кл. Molinio-Arrhenatheretea	23
23. Луговые сообщества переувлажненных местообитаний с доминированием гидрофитов (<i>Ranunculus repens</i> , <i>Mentha arvensis</i> , <i>Carex vulpina</i> , <i>Lysimachia nummularia</i> , <i>Potentilla anserina</i> , <i>Deschampsia cespitosa</i> и др.)	Molinietalia
- Луговые сообщества сухих и нормально увлажненных местообитаний	24
24. Настоящие луга с преобладанием мезофитов (<i>Pleum pratense</i> , <i>Poa pratensis</i> , <i>Trifolium repens</i> , <i>Festuca rubra</i> , <i>F. pratensis</i>)	Arrhenatheretalia
- Остепненные луга, в травостое которых к видам мезофитам примешиваются виды луговых степей (<i>Galium verum</i> , <i>Poa angustifolia</i> , <i>Filipendula vulgaris</i> , <i>Koeleria delavignei</i> , <i>Asparagus officinalis</i> и др.)	Galietales veri
25. Растительность полей однолетних культур или многолетних трав первого-второго года использования, сообщества типичных сегетальных (полевых) сорняков	Secalietea
- Фитоценозы иные, рудеральная растительность и старовозрастные посевы трав	26
26. Сообщества однолетних, реже - двулетних на первых стадиях восстановительной сукцессии на нормально увлажненных почвах (<i>Chenopodium album</i> , <i>Cirsium setosum</i> , <i>Descurainia sophia</i> , <i>Matricaria perforata</i> , <i>Sisymbrium loeselii</i> , <i>Sonchus arvensis</i>)	Chenopodietea
- Фитоценозы иные	27
27. Сообщества однолетних на переувлажненных почвах по берегам рек и ручьев (при участии видов р. <i>Bidens</i> , <i>Rorippa palustris</i> , <i>Polygonum hydrophiper</i> и др.)	Bidentetea
- Фитоценозы иные	28
28. Сообщества пустырей из высокорослых дву- и многолетних видов, а также посевы многолетних трав третьего-четвертого годов использования (<i>Artemisia absinthium</i> , <i>A. vulgaris</i> , <i>Arctium tomentosum</i> , <i>Carduus acanthoides</i> , <i>C. crispus</i> , <i>Leonurus quinquelobatus</i> , <i>Urtica dioica</i>). Кл. Artemisietea	29
- Фитоценозы иные	30
29. Сообщества ксерофитов и мезоксерофитов (<i>Carduus acanthoides</i> , <i>C. nutans</i> , <i>Verbascum lychnitis</i> , <i>Cirsium vulgare</i> , <i>Onopordum acanthium</i> и др.)	Onopordetalia
- Сообщества высокорослых мезофитов (виды р. <i>Arctium</i> , <i>Leonurus quinquelobatus</i> , <i>Urtica dioica</i> , <i>Artemisia vulgaris</i> и др.)	Artemisietea vulgaris
30. Сообщества нарушенных местообитаний со злаковым покровом (с доминированием <i>Agropyron repens</i> , <i>Bromopsis inermis</i>)	Agropyretalia repentis

- Фитоценозы иные	31
31. Сообщества сильно сбитых влажных пастбищ с доминированием пастбищного низкотравья (<i>Plantago major</i> , <i>Polygonum aviculare</i> , <i>Potentilla anserina</i> , <i>Trifolium repens</i> , <i>Taraxacum officinale</i>)	Plantaginetea majoris
- Сообщества, переходные от луговых к рудеральным, на богатых азотом почвах в затененных местообитаниях (сады, парки, скверы, берега ручьев, с участием <i>Chelidonium majus</i> , <i>Geum urbanum</i> , <i>Humulus lupulus</i> , <i>Urtica dioica</i> , <i>Rubus caesius</i> , <i>Aegopodium podagraria</i> и др.)	Galio-Urticetea

СПИСОК ОСНОВНОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова В.Д. Классификация растительности: Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л.: Наука, 1969. 275 с.
- Алехин В.В. Теоретические проблемы фитоценологии и степеведения. М.: МГУ, 1986. 213 с.
- Борисова И.В. Сезонная динамика растительного сообщества // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1972. Т. 4. С. 5-94.
- Бальтер Г. Общая геоботаника: Пер. с нем. М.: Мир, 1982. 261 с.
- Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с.
- Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 247 с.
- Гиляров А.М. Популяционная экология. М.: Изд-во МГУ, 1990. 191 с.
- Горышина Т.К. Экология растений. М.: Высш. школа, 1979. 364 с.
- Грант В. Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с.
- Грибова С.А., Исаченко Т.И. Картирование растительности в съемочных масштабах // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1972. Т. 4. С. 137-330.
- Дохман Г.И. История геоботаники в России. М.: Наука, 1973. 286 с.
- Дохман Г.И. Экспериментально-фитоценологические основы исследования злаково-бобовых сообществ. М.: Наука, 1979. 200 с.
- Дырленков С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 174 с.
- Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. Казань: Изд-во Казанск. гос. ун-та, 1989. 146 с.
- Злобин Ю.А. Структура фитопопуляций // Успехи совр. биологии. 1996. Т. 116. № 2. С. 133-146.
- Ипатов В.С., Кирикова А.А. Фитоценология. СПб.: СПбГУ, 1998. 314 с.
- Марков М.В. Популяционная биология растений. Казань: Изд-во Казанск. гос. ун-та, 1986. 108 с.
- Марков М.В. Популяционная биология розеточных и полурозеточных многолетних растений. Казань: Изд-во Казанск. гос. ун-та, 1990. 187 с.
- Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 136 с.
- Миркин Б.М. Что такое растительные сообщества. М.: Наука, 1986. 161 с.
- Миркин Б.М. Современное состояние и тенденции развития классификации растительности методом Браун-Бланке // Итоги науки и техники. Сер. Ботаника. Т. 9. М.: ВИНТИ, 1989. 126 с.
- Миркин Б.М., Наумова А.Г., Злобин Ю.А. Состояние и тенденции развития современной агроэкологии // Итоги науки и техники. Сер. Растениеводство. Т. 10. М.: ВИНТИ, 1991. 185 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова А.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 222 с.
- Наумова А.Г. Основы фитоценологии. Уфа, 1995. 238 с.

- Небел Б. Наука об окружающей среде: В 2 т. М.: Мир, 1993. Т. 1. 420 с.; т. 2. 330 с.
- Нечаева Н.Т., Мухаммедов Г.М. Мониторинг природной и улучшенной растительности центральных Каракумов. Ашхабад, 1991. 164 с.
- Определитель растений Мецеры. Ч. 2 // Под ред. В.Н.Тихомирова. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1987. 212 с.
- Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.
- Работнов Т.А. Луговоеведение. М.: Изд-во МГУ, 1984. 319 с.
- Работнов Т.А. Фитоценология. 3-е изд. М.: Изд-во МГУ, 1992. 350 с.
- Работнов Т.А. История геоботаники. М.: Аргус, 1995. 158 с.
- Работнов Т.А. Экспериментальная фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1998. 240 с.
- Раменский А.Г. Избранные работы. Л.: Наука, 1971. 334 с.
- Серебряков И.Г. Жизненные формы растений и их изучение // Полевая геоботаника. Т. 3. М.-Л.: Наука, 1964. С. 146-208.
- Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с.
- Толмачев А.И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск: Наука СО, 1986. 196 с.
- Трасс Х.Х. Геоботаника: история и современные тенденции развития. Л.: Наука, 1976. 257 с.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 328 с.
- Флора Липецкой области / Под ред. В.Н.Тихомирова. М.: Аргус, 1996. 374 с.
- Ценопопуляции растений: Очерки популяционной биологии. М.: Наука, 1988. 183 с.
- Юрцев Б.А. Основные направления современной науки о растительном покрове // Ботан. журн. 1988. Т. 73. № 10. С. 1389-1395.
- Dierschke H. Pflanzensociologie. Stuttgart: Ulmer, 1994. 683 S.
- Experimental investigation of Alpine Plant communities in the Northern Caucasus / Ed. V.G.Onipchenko a. M.S.Blinnikov. Zürich: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel, 1994. № 115. 118 S.
- Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. Chichester: J. Wiley publ. 1979. 222 pp.
- John T.Curtis. Fifty years of Wisconsin plant ecology / Ed. by J.S.Fralish, R.P.McIntosh a. O.L.Loucks. Madison: The Wisconsin Acad. of Sci., Arts and Letters. 1993. 340 pp.
- Masing V. Die Entwicklung der vegetationskunde in der Sowjetunion // Phytocoenologia. 1991. V. 19. № 4. S. 479-495.
- Masing V. Approaches, levels and elements of vegetation research // Folia Geobot. Phytotax., Praha. 1994. V. 29. N 4. P. 531-541.
- Masing V., Kull K., Trass H., Zobel M. Vegetation science in Estonia // Consortium Masingii. Tartu Univ., 1995. P. 144-189.
- Tilman D. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton: Princeton univ. press. 1988. 360 pp.
- Westhoff V., van der Maarel E. The Braun-Blanquet approach // Classification of plant communities Ed. R.H.Whittaker. The Hague. 1978. P. 287-399

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ.....	3
ВВЕДЕНИЕ. МЕЖДИСЦИПЛИНАРНЫЙ КОМПЛЕКС НАУКИ О РАСТИТЕЛЬНОСТИ И ЕГО СТРУКТУРА.....	5
Часть 1. ПОПУЛЯЦИОННО-ВИДОВОЙ УРОВЕНЬ.....	7
Глава 1. ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ РАСТЕНИЙ.....	8
1.1. Система ЖФ К. Раункиера и ее развитие.....	9
1.2. Функциональные типы растений (ФТР).....	12
1.3. Развитие физиономики в российской традиции.....	13
ВЫВОДЫ.....	15
Глава 2. ОТНОШЕНИЕ ВИДОВ К ФАКТОРАМ СРЕДЫ.....	16
2.1. Классификация факторов среды. Комплексные градиенты.....	16
2.2. Основные подходы к изучению экологии видов.....	18
2.2.1. Ординация видов.....	19
2.2.2. Выделение ЭГ с использованием экологических шкал.....	25
2.2.3. Выделение ЭГ физиологическими методами.....	27
ВЫВОДЫ.....	28
Глава 3. ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДОВ.....	29
3.1. Современные представления об ареалах.....	29
3.2. Критерии оценки географии видов.....	30
3.3. Адвентивные виды.....	31
ВЫВОДЫ.....	32
Глава 4. ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ СТРАТЕГИИ ВИДОВ.....	32
4.1. Теоретические предпосылки концепции.....	32
4.1.1. Конкуренция между видами растений.....	33
4.1.2. Экологическая ниша.....	35
4.2. Системы ЭФС.....	40
4.2.1. Система Маклюода-Пианки.....	40
4.2.2. Система Раменского-Грайма.....	41
4.3. Фитоценоотипы.....	48
ВЫВОДЫ.....	48
Глава 5. ПОПУЛЯЦИИ РАСТЕНИЙ.....	49
5.1. Понятие фитоценотической популяции.....	50
5.2. Сравнение популяций растений и животных.....	50
5.3. Регулирование плотности и распределение ПР в пространстве.....	52
5.4. Признаки ПР.....	53
5.5. Гетерогенность ПР.....	53
5.5.1. Факторы гетерогенности ПР.....	54
5.5.2. Онтогенетическая тактика ПР.....	55
5.5.3. Возрастной состав ПР.....	56
5.5.4. Виталитет ПР.....	57
5.5.5. Другие формы гетерогенности ПР.....	59
5.6. Банки диаспор и проростков.....	59

5.7. Популяции клональных растений.....	60
5.8. Различия ПР видов с разными типами стратегий.....	62
5.9. Популяции споровых растений.....	62
ВЫВОДЫ.....	64
Глава 6. ОБЗОР КОНТИНУУМОВ ОРГАНИЗМЕННОГО, ПОПУЛЯЦИОННОГО И ВИДОВОГО УРОВНЕЙ И ИХ РЕДУКЦИЯ.....	65
Часть 2. ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЙ УРОВЕНЬ ИЗУЧЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ.....	68
Глава 7. РАСТИТЕЛЬНОЕ СООБЩЕСТВО (ФИТОЦЕНОЗ).....	68
7.1. Концепция континуума.....	69
7.2. Факторы организации растительных сообществ.....	70
7.2.1. Экотоп. Геоботаническая индикация.....	71
7.2.2. Взаимоотношения растений в сообществе.....	72
7.2.3. Влияние гетеротрофных компонентов экосистем на взаимоотношения растений.....	79
7.2.4. Роль нарушений.....	87
7.3. Полимоделная концепция растительного сообщества.....	88
7.4. Роль дифференциации (упаковки) ниш в сообществе.....	89
ВЫВОДЫ.....	91
Глава 8. ПРИЗНАКИ РАСТИТЕЛЬНОГО СООБЩЕСТВА.....	92
8.1. Видовое богатство.....	92
8.1.1. Кривая «число видов/площадь».....	92
8.1.2. Гипотезы объяснения видового богатства.....	94
8.1.3. Градиенты видового богатства.....	96
8.2. Структура (синморфология).....	99
8.2.1. Вертикальная структура.....	101
8.2.2. Горизонтальная структура.....	106
8.2.3. Сингузии.....	106
8.3. Циклические изменения структуры.....	107
8.3.1. Сезонные (фенологические) изменения.....	107
8.3.2. Разногодичные изменения (флуктуации).....	108
8.4. Биологическая продукция и фитомасса.....	111
ВЫВОДЫ.....	113
Глава 9. ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ (СИНДИНАМИ- КА).....	114
9.1. История изучения синдинамики.....	114
9.2. Основные формы динамики растительности.....	116
9.3. Характеристика основных вариантов сукцессий.....	119
9.3.1. Простые автогенные сукцессии (с одной моделью).....	119
9.3.2. Сложные автогенные сукцессии (со сменой модели).....	122
9.3.3. Аллогенные сукцессии.....	124
9.3.4. Сукцессии сложной автогенно-аллогенной природы.....	129
9.4. Экспериментальные сукцессии.....	129
9.4.1. Сукцессии на залежах.....	129
9.4.2. Сукцессии в «агростепи».....	130

9.4.3. Сукцессии в травосмесях	132
9.4.4. Рекультивационные сукцессии при техногенных нарушениях	133
9.4.5. Другие варианты экспериментальных сукцессий	135
9.5. Концепция климакса в растительности	136
9.6. Эволюция фитоценозов	138
9.6.1. Модель сеткообразной эволюции	138
9.6.2. Антропогенная эволюция	140
9.7. Методы изучения динамики растительности	142
ВЫВОДЫ	144
Глава 10. КЛАССИФИКАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ (СИНТАКСОНОМИЯ)	145
10.1. Синтаксономия и таксономия	146
10.2. Основные подходы к классификации	147
10.2.1. Классификации по доминантам	147
10.2.2. Биомы	148
10.2.3. Эколого-флористическая классификация (система Браун-Бланке)	150
10.3. «Континуализация» синтаксономии	154
10.3.1. Развитие теории	154
10.3.2. Развитие методов	156
10.4. Список и краткая характеристика высших единиц (классов и порядков) растительности России	158
10.4.1. Водная и прибрежно-водная растительность	158
10.4.2. Синантропная растительность	160
10.4.3. Растительность морских побережий	164
10.4.4. Растительность засоленных почв	165
10.4.5. Гликофитные луга и степи	167
10.4.6. Пустынная растительность	170
10.4.7. Аркто-альпийская и наскальная растительность	170
10.4.8. Болотная растительность	173
10.4.9. Лесная растительность	174
ВЫВОДЫ	177
Глава 11. ПАРАДИГМЫ ФИТОЦЕНОЛОГИИ И ОБЗОР ОСНОВНЫХ КОНТИНУУМОВ ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОГО УРОВНЯ	179
11.1. Парадигмы фитоценологии	179
11.2. Основные континуумы фитоценологического уровня и их редукция	181
Часть 3. ИНФРАЦЕНОТИЧЕСКИЙ УРОВЕНЬ	183
Глава 12. ФЛОРЫ	183
12.1. Региональные флоры	183
12.2. Конкретные флоры	184
12.3. Анализ состава флор	185
12.4. Изучение гамма-разнообразия	189
ВЫВОДЫ	190

Глава 13. РАСТИТЕЛЬНОСТЬ	190
13.1. Шкалирование растительности	190
13.2. Построение топокаинов	192
13.3. Территориальные единицы растительности	195
13.3.1. Природа и масштаб ценохов	196
13.3.2. Симфитосоциология	198
13.4. Районирование растительности	201
13.5. Бета-разнообразие	203
ВЫВОДЫ	206
Глава 14. ОСНОВНЫЕ КОНТИНУУМЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И ИНФРАЦЕНОТИЧЕСКИХ УРОВНЕЙ	206
Глава 15. ИСТОРИЯ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ НАУЧНЫХ ТРАДИЦИЙ НОР	208
15.1. Научные традиции в зарубежной НОР	208
15.1.1. Южно-европейская (франко-швейцарская) традиция	208
15.1.2. Немецкая традиция	208
15.1.3. Англоязычная традиция	209
15.1.4. Прибалтийско-скандинавская традиция	209
15.2. Российская традиция	210
15.2.1. Предыстория (до 1917 г.)	210
15.2.2. История (1917-1960 гг.)	211
15.2.3. Современная НОР (после 1960 г.)	212
ВЫВОДЫ	212
Приложение. ОРГАНИЗАЦИЯ ПРАКТИКУМА ПО КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ МЕТОДОМ БРАУН-БЛАНКЕ	213
Часть 1. МЕТОДИКА ОПИСАНИЯ И КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ МЕТОДОМ БРАУН-БЛАНКЕ	213
1.1. Рекогносцировка и аналитический этап классификации	213
1.2. Синтетический этап классификации	218
Часть 2. ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ ОСНОВНЫХ ВЫСШИХ ЕДИНИЦ РАСТИТЕЛЬНОСТИ СРЕДНЕЙ ПОЛОСЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ	252
СПИСОК ОСНОВНОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	258

Учебное издание

Миркин Борис Михайлович
Наумова Лениза Гумеровна
Соломещ Айзик Израйлевич

Современная наука о растительности

Учебник

Редактор Э.М. Горелик
Переплет Е. Молчанова, С. Носова
Компьютерная верстка Т.Н. Лебедева
Корректор Т.Г. Тертышная

Изд. лиц. ИД № 01670 от 24.04.2000
Налоговая льгота – общероссийский классификатор
продукции ОК-005-93, том 2: 953000

Подписано в печать 05.12.2000. Формат 60x90/16.
Печать офсетная. Бумага офсетная №1. Гарнитура MysICTT.
Печ. л. 16,5. Тираж 2000 экз. Заказ № 1898

Издательско-книготорговый дом «Логос»
105318, Москва, Измайловское ш., 4

Отпечатано с готовых диапозитивов заказчика
в Марийском полиграфическо-издательском комбинате
424000, г. Йошкар-Ола, ул. Комсомольская. 112

По вопросам приобретения литературы
обращаться по адресу:
105318, Москва, Измайловское ш., 4.
Тел./факс: (095) 369-5819, 369-5668, 369-7727
Электронная почта: universitas@mail.ru

Приглашаем в Интернет-магазин
«Университетская книга»:
<http://www.chat.ru/~universitas/>